DIE
ENTWICKLUNG DES EIERSTOCKES UND EIES VON DEILEPHILA EUPHORBIAE

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT

VON

KURT SCHNEIDER
AUS EIBAU (SÄCHS. OBERLAUSITZ)

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

MIT 26 FIGUREN IM TEXT UND 2 TAFELN

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1915

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Woltereck und Pfeffer.

Leipzig, den 25. Juli 1914.

Der Procancellar
Kirchner.

Sonderabdruck aus: »Archiv für Zellforschung«. XIV. Bd., 1. Heft

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 80
Material und Methode 81

I. Teil.

Das Embryonalstadium und die fünf Raupenperioden 82
1) Die Gleichheit der morphologischen und histologischen Entwicklungsverhältnisse im ♂ und ♀ Geschlecht während des Embryonalstadiums und der ersten Raupenperiode 82
2) Die Apicalzelle 87
a) Erstes Auftreten der Apicalzelle 87
b) Weitere Entwicklung der Apicalzelle 90
3) Die morphologische Entwicklung während der 5 Raupenperioden 93
4) Die Entwicklung der Keimzellen 95

II. Teil.

Das Puppenstadium 97
1) Die morphologische Entwicklung 97
a) der äußeren Hülle 99
b) der inneren Hülle 99
c) der Hüllmembran 99
2) Die Differenzierung der Zellen der Eiröhrenstielanlage 100
a) zu Zellen des Eiröhrenstieles 100
b) zu Follikelzellen 100
c) Umbildung eines Teiles der Follikelzellen zu Dotterzellen 104
3) Die Keimzellendifferenzierung 107
a) Der Ursprung der Nährzellen 107
b) Die Differenzierung der Nährzelle 111
c) Die Differenzierung der Eizelle 113

III. Teil.

Seite

Das Imaginalstadium 114
1) Die Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparates 114
2) Die Verwendung der Follikelzellen 116
3) Die äußeren Entwicklungsverhältnisse von Eizellen und Nährzellen während der Wachstumsperiode 122
4) Die Funktion und Degeneration der Nährzelle 127
5) Die Eizelle 134

Zusammenfassung 135

Literaturverzeichnis 137
Erklärung der Abbildungen (Allgemeine Bezeichnungen) 139
Figurenerklärung 140

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen dazu dienen, den Entwicklungsgang der weiblichen Keimdrüsen und Keimzellen eines Lepidopters vom embryonalen Stadium bis zum befruchtungsfähigen Ei darzustellen. Die Eibildung der Insekten hat von jeher zur Untersuchung angeregt. Doch sind es in der Hauptsache nur die niederen Formen, welche daraufhin bearbeitet wurden. Selten wählte man bisher zu diesen Untersuchungen ein Lepidopter, sei es, daß die Behandlung der mit harten Schalen versehenen Eier abschreckte, oder daß ein lückenloses Material nicht ohne weiteres zu bekommen war. Wahrscheinlich ist letzteres der Grund dafür, daß die in Betracht kommenden Arbeiten nur einen Ausschnitt aus dem Entwicklungsgang der Eier geben, indem nur einzelne besonders interessante Vorgänge zur Beschreibung gelangen. Außerdem regte mich noch der Umstand an, daß erst in den letzten Jahren an einigen Nährzellenbildenden Insekten die wahre Natur der Differenzierungsvorgänge des Keimmaterials zu Ei- und Nährzellen richtig erkannt wurde, und daß ebenfalls zu gleicher Zeit festgestellt wurde, daß die Funktion der Nährzellen auf einer Abgabe von Chromatinpartikeln an das Plasma beruhe. Es schien mir deshalb einen Erfolg zu versprechen, auch bei einem Lepidopter die Eientwicklung auf diese neugewonnenen Resultate hin zu untersuchen, zumal da mir ein durch Zucht gewonnenes, lückenloses Material zur Verfügung stand. Durch letzteren Umstand ist es mir möglich, im folgenden einen Überblick über die Entwicklung von den Keimzellen an bis zum befruchtungsfähigen Ei eines Lepidopters wiedergeben zu können. Ich will parallel mit deren Entwicklung auch das Schicksal jener Zellen ver-

folgen, die die späteren Hüllen des Keimmaterials und die Follikelzellen abgeben, da diese beiden Zellarten eine nicht geringe Rolle für die sich entwickelnden Eizellen spielen, und da sie in den bisher erschienenen Arbeiten über dieses Thema meist unberücksichtigt geblieben sind.

Material und Methode.

Die Untersuchungen wurden an einem Sphingiden, an *Deilephila euphorbiae*, angestellt. Das Material hierzu erlangte ich durch Zuchten, welche während des Sommers 1912 und 1913 großgezogen wurden. Zur Untersuchung gelangten alle Phasen der Eibildung von den embryonalen Keimzellen ab bis zum befruchtungsfähigen Ei.

Die embryonalen Stadien und die ersten 3 Raupenperioden wurden in toto geschnitten, während auf den folgenden Stadien der Eierstock aus dem Tier herauspräpariert wurde. Da die Eier sehr dotterreich sind, stellten sich bei der Konservierung und beim Schneiden einige Schwierigkeiten entgegen. Als geeignetste Flüssigkeiten zur Konservierung ergaben sich die Lösungen von Flemming, Zenker und Hermann. In einigen Fällen verwendete ich noch $^1/_2$% Osmiumsäure und Carnoysche Lösung, die sich für bestimmte Untersuchungen als am brauchbarsten erwiesen. Ich komme speziell darauf noch später zu sprechen.

Unter den Färbungen erzielte ich mit Heidenhainschen Hämatoxylin als Kernfarbe die besten Schnittbilder. Für Plasma- und Dotterfärbung zeigten sich Orange G und Lichtgrün als am geeignetsten, beide Farben jedoch im 100% Alkohol nur momentan angewendet, da bei längerer Einwirkung der Dotter sich sofort überfärbte, was die Klarheit der Schnittbilder beeinträchtigte. Osmium in gelöster Form wurde dort verwendet, wo es darauf ankam, unangegriffene Chromidialsubstanz von dem in Auflösung begriffenen Chromatin zu unterscheiden. Hämatoxylin färbt nämlich diese beiden Chromatinsubstanzen bei nicht ganz genauer Differenzierung derartig gleich stark, daß der Unterschied zwischen dem Schwarz und dem tiefen Blau, das es erzeugt, nur mit Mühe erkannt werden konnte. Osmium dagegen erleichtert die Untersuchung insofern, daß es das intakte Chromatin tief schwarz tingiert, während das in Auflösung begriffene mehr eine braune, plasmaähnliche Farbe annimmt.

Erwähnen will ich noch, daß man den Eierstock einer Imago nicht im ganzen konservieren kann, da auf diese Weise der eine Teil der Eier zu wenig oder zu stark konserviert werden würde. Es ist am besten, wenn man ihn vor dem Konservieren in drei Teile zerlegt, die bereits in seinem äußeren Bau als einzelne Abschnitte angedeutet sind, nämlich in die Endkammer, die Eiröhre und in den leitenden Apparat. Die Endkammer und

ihr Inhalt verlangen als äußerst zarte Objekte eine kürzere Konservierungsdauer und schwächer wirkende Konservierungsflüssigkeit als die Eier der Wachstumsperiode oder gar die fertigen, im Leitungsapparat mit einem Chorion umgebenen Eier.

Zur Einbettung der Objekte wurde in den meisten Fällen 58%iges Paraffin verwendet. Die Schnittstärke betrug serienweise 3, 5, $7^1/_2$ μ. Bei älteren Eiern mußte sie jedoch des hohen Dottergehaltes wegen auf 10—15 μ erhöht werden, wobei sich oft noch die Anwendung von Mastix notwendig machte, um ein Herausspringen des Dotters aus der Eizelle zu verhüten.

Zur Orientierung will ich vorausschicken, daß ich die Disposition der Arbeit in der Art angelegt habe, daß ich die Entwicklungsvorgänge chronologisch darstelle. Es ergibt sich hierbei eine Einteilung in drei große Hauptabschnitte, von denen der erste das Embryonalstadium und die fünf Raupenperioden, der zweite die Puppenperiode, und der dritte das Imaginalstadium umfaßt. Jeden einzelnen dieser drei Abschnitte will ich mit der Schilderung der morphologischen Verhältnisse während der entsprechenden Periode beginnen, um dann auf die histologischen Entwicklungsverhältnisse der einzelnen Zellelemente überzugehen. Indem ich so die Morphologie und Histologie der einzelnen Abschnitte nebeneinander darstelle, glaube ich am besten einen Überblick über den jeweiligen Entwicklungsfortgang der Keimdrüsen geben zu können.

I. Teil.

Das Embryonalstadium und die fünf Raupenperioden.

1) Die Gleichheit der morphologischen und histologischen Entwicklungsverhältnisse im ♂ und ♀ Geschlecht während des Embryonalstadiums und der ersten Raupenperiode.

Die Entwicklung eines Embryos von *Deilephila euphorbiae* vom befruchteten Ei an bis zum schlüpfreifen Räupchen dauert durchschnittlich sechs Tage. Zum ersten Male konnte ich die Keimzellenanlage an einem Embryo feststellen, der zwei Tage vor dem Ausschlüpfen stand.

Die Keimzellenanlage ist im aboralen Abschnitt des Embryos gelegen. Dieser Teil gibt, wie sich später zeigt, das fünfte Abdominalsegment ab. Dorsal vom Darm gelegen, stellt die paarige Anlage einen Zellkomplex dar, welcher von den umgebenden Zellen zwar noch nicht definitiv durch eine Hülle abgeschlossen ist, der sich aber durch die Größe seiner Zellen und eine intensivere Färbung seines Plasmas ohne weiteres von den Zellen seiner Umgebung abhebt (Fig. 1).

Zwischen den einzelnen Keimzellen sind noch keine Zellgrenzen vorhanden, doch scheint sich um die Kerne herum das Plasma besonders dicht anzuhäufen. Nach dem Darm hin haben die Keimzellen eine dünne Membran ausgeschieden, und die der Membran außen zunächst liegenden Somazellen haben sich längs zu dieser Membran angeordnet. Sie bilden später die äußere bindegewebige Hülle (*a.H.*) der Keimdrüsen (Fig. 2). Dorsalwärts hat sich jene dünne Membran noch nicht geschlossen und das Plasma der Keimzellen schiebt sich zwischen die außenliegenden Somazellen. Zwischen den einzelnen großen Keimzellen liegt noch eine Anzahl kleinerer Kerne (*K.K.*) verteilt, deren Herkunft mir unbekannt geblieben ist. Ihre Funktion geht aus dem folgenden Stadium hervor. Ein Embryo, der kurz vor dem Ausschlüpfen steht (der also zwei Tage älter als der vorher erwähnte ist), zeigt, daß auf diesem Stadium die Keimzellen vollkommen von den außenliegenden Zellen durch eine Hülle abgeschlossen werden (Fig. 2). Es ist dies eine äußere Hülle, die aus den schon erwähnten außengelegenen Zellen sich inzwischen herausgebildet hat. Weiter sehen wir, daß die dünne Membran, die erst nur an der ventralen Seite die Keimzellen von den Somazellen trennte, sich dorsal

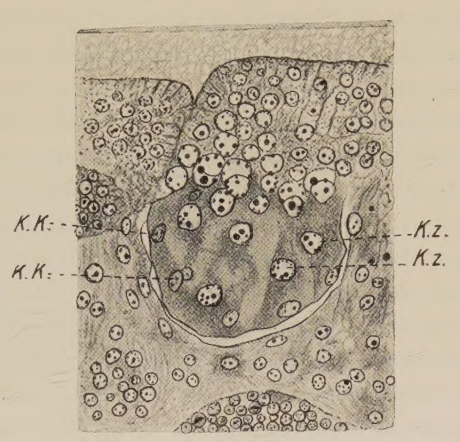

Fig. 1.

Sagittalschnitt durch die Keimzellenanlage eines 2 Tage vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 510. — Unter den Keimzellen liegen kleinere, ihres Ursprungs unbekannt gebliebene Kerne (*K.K.*).

Fig. 2.

Sagittalschnitt durch die Keimdrüse eines kurz vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 510. Um die Keimzellenanlage hat sich eine äußere Hülle (*a.H.*) gebildet. Die Apicalzellen lassen sich noch nicht auffinden.

ebenfalls geschlossen hat, und daß jene kleineren Kerne, die unter den Keimzellen auftraten, von innen her an die Membran sich anlegen und eine zweite innere Hülle (*i.H.*) bilden, welche später durch Einwachsen die Keimzellengruppe in vier Fächer zerlegt. Angedeutet wird letzterer Vorgang bereits dadurch, daß sich an bestimmten Stellen diese kleineren Kerne anhäufen, und von da aus zwischen die noch zellgrenzenlosen Keimzellen vordringen. Der Zellkomplex hat jetzt ein nierenförmiges Aussehen angenommen, und der eben erwähnte Vorgang der Kammerbildung nimmt seinen Anfang von der konvexen Seite aus. Irgend ein Merkmal, das uns auf einen späteren männlichen oder weiblichen Geschlechtscharakter schließen ließe, ist noch nicht vorhanden. Die Keimzellen sind alle von derselben Größe, und keine unter ihnen zeichnet sich durch ein von den andern abweichendes Verhalten aus. Eine Zellanhäufung dicht unter der Keimzellenanlage konnte ich auf diesem Stadium noch nicht auffinden. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den bisher gemachten Beobachtungen, und ich werde im weiteren Verlaufe der Entwicklung noch öfters darzulegen haben, daß die Differenzierung der Keimzellen bei *Deilephila euphorbiae* auf weit späteren Stadien vor sich geht, als wie es bisher an den schon untersuchten Lepidopteren festgestellt wurde.

Auch während der ersten Raupenperiode, welche die Zeit vom Schlüpfen des Embryos bis zur ersten Häutung umfaßt, kann man noch nichts über den werdenden Geschlechtscharakter aussagen, obschon die Entwicklung fortgeschritten ist, und sich jetzt zwei Merkmale herausgebildet haben, die vielleicht einen Anhaltspunkt zur Unterscheidung des männlichen vom weiblichen Geschlecht bilden könnten. Diese bestehen in dem Auftreten einer besonders großen Zelle in jedem der jetzt durch Scheidewände getrennten Keimfächer, und in dem Erscheinen eines Zellkomplexes, der, wie sich zeigen wird, später die Follikelzellen und einen Teil des Ausführganges liefert (Fig. 3). Sie sind bisher als die hauptsächlichsten Unterscheidungsmerkmale zur Geschlechtsbestimmung für jene jungen Stadien angeführt worden, und ich muß an dieser Stelle etwas genauer auf eine Arbeit eingehen, die sich ausführlich mit diesen Verhältnissen befaßt. Es ist die Arbeit von Karl Grünberg: »Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren« (23). Als Untersuchungsobjekte dienten Grünberg die postembryonalen Entwicklungsstadien von *Bombyx mori* L., *Phalera bucephala* L., *Gastropacha rubi* L., *Pieris brassicae* L. und *Vanessa io* L. Zunächst sei betont, daß Grünberg die oben erwähnten beiden Merkmale ebenfalls auffindet. Sie treten an seinen Objekten jedoch bereits im Embryo auf, während sie sich bei *Deilephila euphorbiae* erst während der ersten Raupenperiode entwickeln.

Ich will zuerst berichten, was er über das eine der beiden Merkmale, über die Lage des Ausführganges schreibt, und inwiefern diese ihm einen Aufschluß über das Geschlecht des betreffenden Tieres abgibt, um dann zusammenhängend die Entwicklung jener großen Zelle behandeln zu können, die als »Versonsche Zelle« bezeichnet schon öfters in den Keimdrüsen der Lepidopteren aufgefunden wurde.

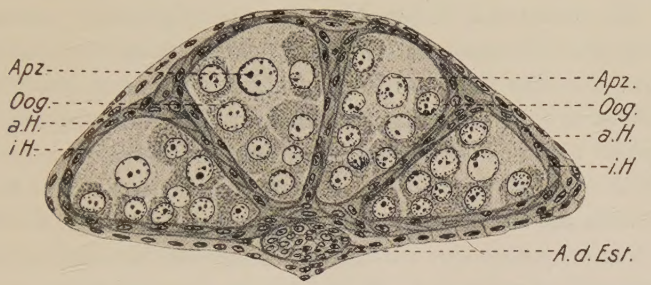

Fig. 3.

Sagittalschnitt durch die Keimdrüse eines Räupchens vor erster Häutung. Verg. 510. Zur äußeren Hülle hat sich aus jenen kleineren Kernen (*k.H.*) eine innere Hülle (*i.H.*) gebildet. Erstes Auftreten der Apicalzelle in der Form einer großen Keimzelle. An der konkaven Seite der nierenförmigen Keimdrüse liegt die Anlage des Eiröhrenstiels. (*A.d.Est.*)

Grünberg findet bereits im Embryo Hoden- und Ovarialanlage als je zwei nierenförmige Gebilde, von denen jedes in vier Kammern zerlegt ist. Die Seite, an der die Bildung der Genitalschläuche, also jener Kammern beginnt, bezeichnet er als die vordere Seite. Sie ist stets stark gewölbt, während die gegenüberliegende hintere Seite meist eine flache Vertiefung aufweist. Der Ausführgang wird an der hinteren also etwas flachen Seite angelegt, und je nachdem sind nun bei seinen Objekten die flachen Seiten und damit die Ausführgänge einander zugekehrt, oder das umgekehrte ist der Fall. Sind sie abgekehrt voneinander, so ist das betreffende Tier weiblichen Geschlechts, sind sie einander zugekehrt, so ist es männlichen Geschlechtes. Mittels dieses Umstandes konnte er bei allen seinen Objekten das Geschlecht schon im Embryo feststellen. Auf dieselbe Art taten es vor ihm Toyama und v. la Valette St. George.

Diese Beobachtung kann ich für *Deilephila euphorbiae* nicht bestätigen. Wie bereits gesagt, zeigen die Keimdrüsen eines Räupchens vor der ersten Häutung die Trennung der Keimzellenanlage in vier Fächer. An der Spitze eines jeden Faches liegt die Versonsche Zelle, die aus einem hellen Plasmaleib und aus einem großen Kern besteht. An der der Versonschen Zelle gegenüberliegenden Seite, die etwas konkav ist, hat sich ein Zellkomplex von außen her angelagert, welcher der Keimdrüsenanlage dicht

aufsitzt. Die weitere Entwicklung wird zeigen, daß aus diesem Zellkomplex die Follikelzellen und die Zellen des oberen Leitungsweges des Eiröhrenstieles hervorgehen. Diese Zellanhäufung wird gewissermaßen in die Keimdrüsen mit einbezogen und zwar dadurch, daß die äußere inzwischen bindegewebig umgemodelte Hülle mit diesem Komplex verwächst. Eine direkte Einverleibung in die Keimdrüse selbst tritt jedoch nicht ein, da die innere zweite Hülle, welche die Drüse in vier Kammern zerlegt, den erwähnten Zellhaufen von den Keimzellen trennt. Diese Scheidung des Keimzellenmaterials von den Zellen des Leitungsapparates bleibt bis gegen das Ende des Puppenstadiums erhalten, wobei der Komplex pfropfartig die Endkammer verschließt. Das weitere Schicksal dieses Zellpfopfens wird uns im folgenden noch oft beschäftigen.

An diesen Zellpfropf inseriert der Ovidukt, der als ein dünner solider Zellstrang auf diesem Stadium sich entwickelt hat. Mir ist es nun nicht gelungen, jemals eine verschiedene Lage der Keimdrüsen auf diesen Stadien aufzufinden, obschon ich, da mir die von GRÜNBERG angeführten Lagebeziehungen bekannt waren, eifrig nach diesen gesucht habe. Ich habe 20 Räupchen der ersten Raupenperiode auf die Lage der Keimdrüsen hin untersucht. Auf allen Schnittserien liegen die Geschlechtsdrüsen mit ihren konkaven Seiten einander zugekehrt, die Eiröhrenstielanlage in dem dadurch gebildeten Zwischenraum einschließend. Es ist nicht anzunehmen, daß mir hier durch Zufall nur männliche Räupchen vorgelegen haben, da von untersuchten Raupen der folgenden Perioden, die derselben Zucht entstammten, stets 30—50% sich als weiblich erwiesen. Nach GRÜNBERGS Ansicht müßten die so aufgefundenen Drüsen einen Hoden darstellen. Doch die kurz darauf folgende Entwicklung hat mich davon überzeugt, daß eine abgekehrte Lage, wie GRÜNBERG sie an seinem Objekt beschreibt, nicht absolut die Vorausbedingung zur Entwicklung eines Ovars sein muß. Ich möchte sogar annehmen, daß die einander zugekehrten Zellkomplexe, also eine Lagerung mit den konkaven Seiten gegeneinander, als für beide Geschlechter zweckmäßiger für die spätere Entwicklung anzusehen ist. Ich will diese Ansicht etwas näher begründen. Sehen wir uns einmal ein Räupchen der zweiten Raupenperiode an. Hier ist eine Verwechslung zwischen Hoden und Ovar ausgeschlossen. Denn während die Hoden oberhalb des Darmes gelegen an dieser Stelle verharren, und die Keimfächer ihre mehr rundliche Form behalten, beginnen die zum Ovar bestimmten Drüsen seitlich rechts und links an der Darmwand herabzugleiten, und die rundlichen Keimfächer ziehen sich dabei etwas in die Länge. Die Ausführgänge inserieren an der jetzt etwas nach vorn geschobenen Eiröhrenstielanlage und sind nach einem Vereinigungspunkt,

der kurz vor der gemeinsamen Einmündungsstelle in den Darm gelegen ist, also nach einem Punkt hin, gerichtet. In derselben Richtung konvergierend finde ich auch die Insertionsstellen vor. Dieses aber sind ja jene Zellen, die den Eiröhrenstiel bilden und nach Grünbergs Befunden voneinander abgewendet angelegt werden sollen, sobald es sich um ein Ovar handelt. Es ist mir jedoch unwahrscheinlich, daß die Eiröhrenstiele in entgegengesetzter Richtung, als wie sie kurz darauf erscheinen, angelegt werden sollen, und eine einander zugekehrte Lage erscheint mir deshalb nur die natürliche zu sein. Ferner spricht für diese Auffassung auch die in allem gleiche Anlage der Hüllen und die Gleichheit des Keimmaterials in beiden Geschlechtern. Damit fällt freilich das nach Grünbergs Meinung einzig mögliche Unterscheidungsmerkmal weg. Denn einen Größenunterschied zwischen männlichen und weiblichen Keimzellen hält auch er auf diesem Stadium für ausgeschlossen. Es bliebe demnach nur noch die Versonsche Zelle als Anhaltspunkt bestehen. Doch auch diese gibt mir, wie ich zeigen will, hier noch keinen Aufschluß über den Geschlechtscharakter, so daß ich zu der Überzeugung gelangt bin, daß eine Unterscheidung auf diesen jungen Stadien zwischen Hoden und Ovar bei *Deilephila euphorbiae* nicht möglich ist.

2) Die Apicalzelle.

a) Erstes Auftreten der Apicalzelle.

Ehe ich zu der Keimzellenentwicklung der folgenden Raupenstadien übergehe, will ich die Entwicklung jener großen am Anfang jedes Keimfaches belegenen Zelle schildern. Sie wurde zum ersten Male von Verson im Hoden von *Bombyx mori* L. aufgefunden, und spätere Forscher nannten sie nach ihrem Entdecker die »Versonsche Zelle«. Grünberg hat diese Zellen in der vorhin schon zitierten Arbeit (23) zum Hauptgegenstand seiner Untersuchungen gemacht, und ich möchte auf diese Beobachtungen genauer eingehen, da sie das zusammenfassen, was bisher über die Natur und die Funktion dieser Zelle bekannt geworden ist. Über das Vorkommen und über die zur Zeit bestehenden Arbeiten gibt er in seiner Einleitung einen Überblick, auf den ich hier verweisen möchte. Grünberg führt für die Versonsche Zelle den Namen »Apicalzelle der Insektenkeimdrüsen« ein, indem er bei diesem Namen bezug nimmt auf die Lage dieser Zelle. Er kommt zu dem Resultat, daß die Apicalzelle eine umgemodelte Keimzelle darstellt, die im Hoden eine ernährende Funktion übernimmt, im Ovar dagegen funktionslos geworden verkümmert. Wie ich schon darauf hingewiesen habe, geht die Entwicklung der Keimdrüsen seiner Objekte auf früheren Stadien vor sich, als das bei *Deilephila euphorbiae*

der Fall ist. So findet er denn auch bereits im Embryo diese Zelle angelegt. Sie liegt im männlichen wie im weiblichen Geschlecht zunächst ganz gleich am Ende eines jeden Keimfaches. Dieses Verhalten behält die Zelle im allgemeinen bei. In zwei Fällen jedoch, bei *Pieris brassicae* und bei *Vanessa io*, gibt die Apicalzelle im männlichen Geschlecht diese Lage auf. Sie löst sich von der Hüllmembran los und wandert nach der Mitte des runden Keimfaches. Bei ihrer ernährenden Funktion wird es ihr auf diese Weise möglich, in ihrem ganzen Umfang mit den Keimzellen in Verbindung zu treten. Ich führe diese zwei Fälle an, da ich bei *Deilephila euphorbiae* im männlichen Geschlecht öfters ein gleiches Verhalten dieser Zelle gefunden habe. Im weiblichen Geschlecht macht er über die Apicalzellen folgende Beobachtungen: Die Apicalzelle tritt im Ovar zu derselben Zeit und an derselben Stelle auf wie im Hoden. Sie ist jedoch im Ovar nicht immer mit so großer Deutlichkeit wahrzunehmen, als im gleichaltrigen Hoden. Denn erstens ist die Apicalzelle in den jüngeren Ovarien kleiner als im gleichaltrigen Hoden, und zweitens ist sie oft so wenig gegen ihre Umgebung abgegrenzt, daß sie nur schwer als selbständiges Gebilde zu erkennen ist. Die Gestalt der Apicalzelle ist wie im Hoden, auf den frühesten Stadien der Entwicklung gewöhnlich eine flach kegelförmige[1]). Indessen zeigt die Anlage der Apicalzelle nicht immer diese typische Form; zuweilen ist ihr Plasma längs der Hüllmembran ausgebreitet und hebt sich nur wenig von derselben ab. Auf Schnitten erscheint in diesem Falle die Apicalzelle als ein schmaler, der Hüllmembran dicht angeschmiegter Plasmastreifen, der meist eine leichte sichelförmige Biegung erkennen läßt, da er der Wölbung der Hüllmembran folgt. Auf früheren Stadien ist dieses Verhalten nicht gerade häufig, später dagegen erscheint die Apicalzelle immer in dieser Gestalt.

Sie behält unveränderlich ihren ursprünglichen Platz am vorderen Ende der Eiröhre, wo man sie in allen Stadien der Hülle dicht angelagert vorfindet. Niemals tritt sie zu den Keimzellen in ähnliche Beziehung, wie im Hoden. Bei erwachsenen Raupen (außer bei *Pieris brassicae*) finden sich Anzeichen einer beginnenden Degeneration, welche während des Puppenstadiums noch fortschreitet.

Dieses ist in kurzen Sätzen, die möglichst wörtlich seiner Arbeit entnommen sind, der Inhalt seiner Arbeit über die Apicalzelle im weiblichen Geschlecht. Wenn ich so ausführlich auf diese Resultate eingegangen bin, so glaube ich das damit rechtfertigen zu können, daß ich imstande bin, die von ihm gemachten Beobachtungen zu erweitern.

---

[1]) Bei Grünberg nicht hervorgehoben.

Ich treffe die Apicalzelle zum ersten Male in einem Räupchen der ersten Periode an, doch hier in einer Gestalt, die keineswegs der von Grünberg beschriebenen gleich ist. Sie liegt an der Spitze jedes Keimfaches und besteht aus einem hellen Plasmaleib und einem großen Kern. Das nach dem Innern des Keimfaches zu gelegene Plasma schiebt sich zwischen die Keimzellen und tritt mit deren Plasma in Verbindung. Dieser Vorgang deutet auf eine ernährende Funktion hin (Fig. 3 *Apz.*). Sie ist also noch nicht kegelförmig der Hüllmembran angelagert, sondern sie bildet gewissermaßen einen Plasmafuß, der nach vorn verbreitert sich in das Keimfach hineinerstreckt. Die Plasmaverbreiterung liegt also nach dem Innern des Keimfaches zu. Der Kern der Apicalzelle erscheint etwas größer als die Kerne der Oogonien, und er liegt in jener Plasmaverbreiterung. Daß die Apicalzelle im weiblichen Geschlecht auf den jüngsten Stadien wirklich diese Form besitzt und nicht fälschlicherweise etwa von mir mit einer »männlichen« Apicalzelle verwechselt wurde, zeigt uns die weitere Entwicklung. Denn schon in der zweiten Raupenperiode beginnen die Apicalzellen sich verschieden zu verhalten. Im Hoden rückt sie unter Aufgabe ihrer ursprünglichen Lage gegen die Mitte des Keimfaches vor. Im Ovar scheint sich zunächst ein gleiches Verhalten einleiten zu wollen, indem sich der Plasmaleib schlauchartig verlängert, ohne jedoch den Zusammenhang mit der Hüllmembran dabei aufzugeben (Fig. 4.) Diese

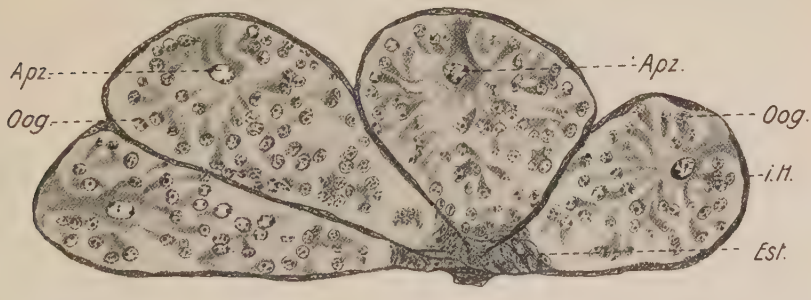

Fig. 4.

Sagittalschnitt durch das Ovar eines Räupchens vor zweiter Häutung. Vergr. 330. Die Apicalzelle ist durch die Streckung der Keimfächer etwas länger geworden. Die innere Hülle (*i.H.*) in den oberen Teil der Eiröhrenstielanlage eingedrungen.

Formveränderung hängt damit zusammen, daß gerade auf jenem Stadium eine Umwandlung der halbkugelförmigen Fächer des jungen Ovars zu Eischläuchen beginnt. Die Streckung geht ziemlich schnell vor sich. Durch ihren Zusammenhang mit der Hüllmembran wird die Apicalzelle gewissermaßen etwas emporgehoben, während sie mit ihrem Plasma mit einigen

tiefer gelegenen Oogonien noch in Verbindung steht. Auf diese Weise tritt zugleich mit der Streckung der Keimfächer eine Streckung der Apicalzelle ein, welche infolgedessen schmäler und länger als zuvor erscheint. Dies kommt besonders dort zur Geltung, wo der Plasmafuß der Apicalzelle der Hüllmembran aufsitzt. Die Apicalzelle erscheint auf diesen Stadien als ein Kegel, der mit seiner Spitze der Hüllmembran aufsitzt, also gerade umgekehrt, als GRÜNBERG diese Zelle auf einem etwas späteren Stadium vorfindet (Fig. 5).

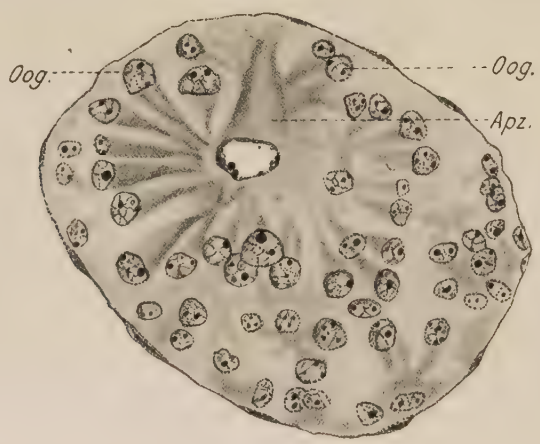

Fig. 5

stellt ein Keimfach von Fig. 4 vergrößert dar. Vergr. 700. Die kegelförmige Apicalzelle steht durch ihr Plasma in Verbindung mit den nächstliegenden Oogonien.

b) Die weitere Entwicklung der Apicalzelle.

In der dritten Raupenperiode beginnt sich die Umwandlung der Apicalzelle zu jener Form anzubahnen, in welcher GRÜNBERG sie uns darstellt. Die Ursache dazu sind die durch Teilung sich stark vermehrenden Oogonien. Die Endkammer ist durch jenen Zellpfropf der Eiröhrenstielanlage verschlossen. Erst ganz allmählich auf späteren Stadien geht ein Eindrängen der Keimzellen in diesen Pfropf vor sich. Die Zellen, die direkt an das Keimmaterial stoßen, haben sich quer gestellt und bilden einen festen Verschluß. Infolgedessen können die Keimzellen sich nur in einem verhältnismäßig engen Raum ausbreiten, da die äußere Hülle das Wachstum der Keimfächer beschränkt. Wie wir später sehen werden, äußert sich das darin, daß die Endkammern in der äußeren Hülle eingeschlossen, in dieser umbiegen und sich dabei oft zu einem Knäuel verschlingen, um allen in der Hülle vorhandenen Platz ausnützen zu können. Das Keimmaterial drängt also in der Richtung auf die Apical-

zelle hin, und hierin ist der Grund zu ihrer beginnenden Degeneration zu suchen.

Im Hoden dagegen geht das Wachstum auf eine ganz andere Weise vor sich. Hier wird die halbkugelförmige Gestalt der Keimfächer beibehalten, indem die die einzelnen Keimfächer umgebenden Hüllen dem Wachstum nachgeben. Das Keimzellenmaterial ordnet sich hier in konzentrischen Kreisen um die Apicalzelle herum an, da es sich nach allen Seiten hin gleichmäßig ausbreiten kann. Durch das eben beschriebene Wachstum des Hodens wird ein bedeutend größerer Raum geschaffen, als es durch die Streckung der Keimfächer des Ovars der Fall ist.

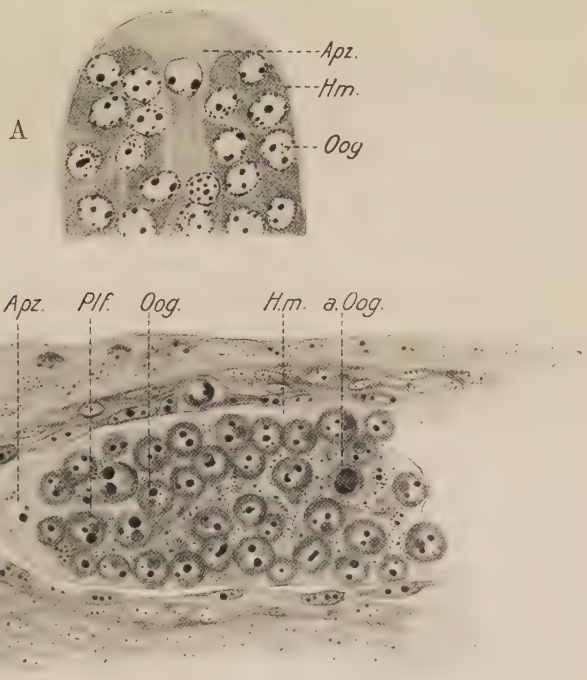

Fig. 6 A und B.

Längsschnitt durch den oberen Teil eines Keimfaches der vierten Raupenperiode. Vergr. 700. Die innere Hülle (*i.H.*) zeigt in ihrer Färbung und Chromatinanordnung einen keimzellenähnlichen Charakter. Die Kerne der Keimzellen selbst befinden sich auf einem Ruhestadium. Außer den beiden Nucleolen findet sich öfter ein großer Nebenkeimfleck. Die Apicalzelle zeigt deutlich noch einen Plasmafortsatz (*Plf.*), ein Rückbleibsel des ehemals in das Innere des Keimfaches reichenden Plasmaleibes der Apicalzelle. Unter den Keimzellen ist eine in Auflösung begriffene Keimzelle (*a.Oog.*) dargestellt.

Ein Hoden ist stets bedeutend größer als das Ovar eines gleichaltrigen Räupchens. In letzteren steht dem in der Entwicklung begriffenen Keimmaterial nur wenig Raum zur Verfügung und bald erscheint durch die

Oogonienvermehrung das erst lose Zellmaterial zu einer kompakten Masse zusammengedrängt. Besonders ist das der Fall in der Nähe der Apicalzelle, rechts und links von deren schlauchförmigem Plasmaleib. Dadurch wird die Form der Apicalzelle beeinflußt. Ihr Plasma wird zurückgedrängt und gleitet an der Hüllmembran entlang. Der Vorgang beginnt am Ende der dritten Raupenperiode damit, daß der ursprünglich nach dem Innern des Keimfaches zu gelegene Zellkern an die Hüllmembran zurückgeht (Fig. 6 A). Wahrscheinlich wird er mit dem zurückweichenden Plasma mitgenommen, der Plasmaleib wird dabei dünner, während der der Hüllmembran aufsitzende Fuß breiter wird, und infolge der gebogenen Form der Hüllmembran dieser angelagert immer mehr der von Grünberg beschriebenen Form sich nähert. Zu Beginn des letzten Raupenstadiums traf ich in einem Falle noch einen langen, wenn auch nur sehr dünnen Plasmafortsatz der Apicalzelle an. Fig. 6 B stellt diesen Fall dar. Meistens aber ist auf diesem Stadium der Plasmafortsatz verschwunden und nur noch durch eine dornartige Plasmaspitze angedeutet. Es ist damit die von Grünberg beobachtete Form eines flachen Kegels, der mit seiner Spitze in das Innere des Keimfaches zeigt, erreicht. Der Prozeß schreitet noch weiter fort. In der Puppe wird auch diese Spitze noch eingedrückt und auf Schnitten durch verschieden alte Stadien läßt sich die Umwandlung der Kegelform in eine ebenfalls von Grünberg beobachtete sichelförmige Gestalt verfolgen. Diese Form behält die Apicalzelle während der ganzen Puppenperiode und auch noch in der Imago eine ganze Zeitlang bei. Im weiteren Verlaufe jedoch degeneriert sie.

Grünberg weist nach, daß die Apicalzelle eine umgemodelte Keimzelle darstellt. Ich kann mich seinen Ausführungen in diesem Punkte nur anschließen. Im Gegensatz zu seinen Beobachtungen konnte ich an *Deilephila euphorbiae* nur feststellen, daß die Apicalzelle auf den frühesten Stadien der Entwicklung ganz dieselbe Form besitzt wie die Keimzellen. Sie unterscheidet sich auf diesem Stadium lediglich durch ihre Größe von jenen. Erst später, nachdem die Apicalzelle die eben beschriebene Entwicklung durchgemacht hat, läßt sie in keiner Weise mehr ihren Ursprung aus dem Keimmaterial vermuten. Über das Verhalten der chromatischen Substanz im Kern der Apicalzelle ist wenig zu bemerken. Auf den frühesten Stadien weist die Anordnung der Nucleolen und kleineren Chromatinpartikelchen eine große Ähnlichkeit mit der der Oogonien auf. Zwei große Nucleoli fallen besonders auf. Sie entsprechen den beiden in den Oogonien gelegenen Nucleolen. Diese Übereinstimmung in der Chromatinverteilung ändert sich. Der Kern der Apicalzelle läuft gewissermaßen in der Entwicklung den Oogonienkernen voraus. Die Nu-

cleolen zerfallen in zwei, vier oder mehrere kleinere Nucleoli. Dieser Prozeß tritt bereits in der Raupenperiode auf. In den Oogonienkernen spielt sich ein entsprechender Zerfall erst in der Puppe während der Differenzierungsvorgänge ab. Die kleineren Nucleoli der Apicalzelle liegen zunächst dicht gedrängt zusammen. Später zerstreuen sie sich über den ganzen Kern und gehen bei der Degeneration unter Auflösungserscheinungen teilweise ins Plasma über.

Ich möchte am Schlusse dieser Betrachtungen das wesentliche noch einmal kurz hervorheben. Die Apicalzelle ist eine differenzierte Keimzelle, die im Hoden und Ovar auf den jüngsten Stadien in gleicher Weise angelegt wird und zunächst eine ernährende Funktion ausübt. Diese Funktion verliert sie bald im Ovar und sie wird unter Änderung ihrer ursprünglichen Form von den wachsenden Oogonien mit ihrem Plasmaleib an die Hüllmembran gedrängt, wo sie als ein schmaler Plasmastreifen der Wölbung der Hüllmembran folgend, im Imaginalstadium der Degeneration anheimfällt.

3) Die morphologische Entwicklung während der 5 Raupenperioden.

Im Embryo bestand die Keimzellenanlage aus einem nierenförmigen Gebilde, das von zwei Hüllen umgeben war. Die äußere Hülle war aus Zellen entstanden, die außerhalb der Keimzellen lagen. Die innere Hülle dagegen war aus kleinen innerhalb der Keimzellenanlage liegenden Zellen hervorgegangen. Die Herkunft dieser Zellen konnte ich nicht verfolgen. Die weitere Entwicklung dieser Hülle läßt jedoch auf einen stark oogonienähnlichen Charakter dieses Zellmaterials schließen. Besonders ist es die Chromatinanordnung und die Färbung des Plasmas dieser Zellen, die auf solchen Ursprung hinweist. Diese Zellen der inneren Hülle entsprechen ihrem Habitus nach ganz einem Zellmaterial, welches ebenfalls eine große Ähnlichkeit mit den Keimzellen aufweist. Es sind das jene Zellen, welche als Zellpfropf zwischen dem Ausführgang und der Keimzellanlage erscheinen und die, wie bereits gesagt, später das Zellmaterial der Follikelzellen und des Eiröhrenstieles liefern. Sie werden außerhalb der inneren Hülle angelegt und erscheinen als ein ovaler Zellkomplex aus oogonienähnlichem Zellmaterial in die konkave Seite der nierenförmigen Keimzellanlage eingelagert (Fig. 3 *A.d.Est.*). Bald ändert sich dieses Bild. Die zwischen die Keimzellen eindringenden Scheidewände, welche von der inneren Hülle ihren Ursprung nehmen, setzen sich in den ovalen Zellkomplex herein ein Stück lang fort. Dadurch wird der obere Teil dieser Zellanlage ebenfalls in vier Abschnitte geteilt, die sich im unteren Teil vereinigen (Fig. 4 *Est.*). An dieser Vereinigungsstelle inseriert der Aus-

führgang, der als solider Zellstrang angelegt den späteren Ovidukt darstellt. Mit der Streckung der Keimfächer setzt auch eine Streckung jener vier neugebildeten Abschnitte der Eiröhrenstielanlage ein. Ich erwähnte schon früher, daß die äußere bindegewebige Hülle die Eiröhrenstielanlage mit einbefaßt. Der Eierstock erscheint infolgedessen jetzt als ein birnenförmiges Gebilde mit einem langen Stiel (Fig. 7). Die weitere Entwicklung während der Raupenperiode besteht darin, daß sich von den Keimzellen aus noch eine dünne Hüllmembran abscheidet (Fig. 6 *Hm.*). Es sind nun drei Hüllen vorhanden. Die äußere aus lockerem Bindegewebe (*ä.H.*), eine innere aus Keimzellen-ähnlichem Material (*i.H.*), und eine dritte als Hüllmembran (*Hm.*). Dadurch, daß das Bindegewebe der äußeren Hülle langsam zwischen die von der inneren Hülle gebildeten Scheidewände eindringt, werden die letzteren gespalten. Am Ende der fünften Raupenperiode ist dieser Vorgang soweit fortgeschritten, daß die vier Keimfächer vollkommen getrennt sind (Fig. 7). Auch zwischen die Eiröhrenstiele wuchert die äußere Hülle ein, bis dicht an die Stelle heran, wo sich die Eiröhrenstiele zum Eiröhrenkelch vereinigen. Diese Vereinigungsstelle hat sich, wie der Name sagt, kelchartig erweitert. Zugleich beginnt sich unter den Zellen des Eiröhrenstieles eine Sonderung in zwei Zellarten vorzubereiten (Fig. 9 *A*). Während die oberen nach dem Keimfach zu gelegenen Zellen sich durch Teilung so vermehrt haben, daß sie dicht aneinander gedrängt einen soliden Pfropf darstellen, hat sich der untere Teil der Zellen zu einem einschichtigen Zylinderepithel angeordnet (Fig 9 *A.Ep.*). Die gegenüberliegenden plasmatischen Zylinderzellen berühren sich dabei in der Mitte

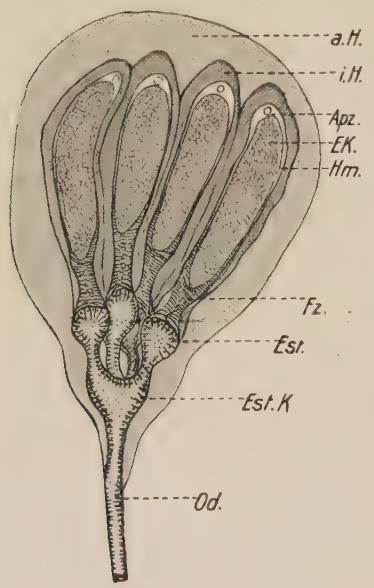

Fig. 7.

Längsschnitt durch den Eierstock eines Räupchens der 5. Raupenperiode schematisch dargestellt. Die wirkliche Größe desselben beträgt etwa 2 mm. Eikammern (*E.K.*), Eiröhrenstiele (*Est.*), Eiröhrenkelch (*Est K.*) und ein kurzes Stück des Oviductes (*Od.*) wird noch von der äußeren Hülle (*a.H.*) umschlossen. Die Trennung der Zellen der Anlage des Eiröhrenstieles in 2 verschiedenen Zellarten, in Follikelzellen (*Fz.*) und in Eiröhrenstielzellen (*Est.*) ist entsprechend den Entwicklungsstadien in einer jüngeren Puppe eingezeichnet. Sie ist im 5. Raupenstadium also noch nicht soweit fortgeschritten, als es hier dargestellt ist.

des Eiröhrenstieles, während die Kerne nach der Außenseite zu gelegen sind. Dieses Zylinderepithel setzt sich fort bis in den Eiröhrenkelch.

Es steht nun noch die Frage nach dem Ursprunge der Zellen der Eiröhrenstielanlage offen. Wir sahen, daß dieses Zellmaterial erst erscheint, nachdem die Keimzellen sich bereits von den umgebenden Somazellen durch eine Hülle abgesondert haben. Es kann sich also hier nicht um differenzierte Keimzellen handeln, trotz der bestehenden Ähnlichkeit mit dem Zellmaterial der Keimdrüsen, sondern nur um ein den Keimzellen ähnliches Material. Aus dem oberen Teile dieses Materials gehen die Follikelzellen hervor. Die Frage nach der Herkunft dieser ist schon des öfteren zur Erörterung gelangt und hat zu den verschiedensten Meinungen geführt. Das lag daran, daß die Untersuchungen nur an der Imago des betreffenden Insektes vorgenommen wurden. Auf dem Imaginalstadium jedoch ist bereits ein großer Teil der Follikelzellen in die Endkammer hereingewandert und hat sich unter die Keimzellen gemischt. Die Folge davon war, daß man die Follikelzellen aus dem Zellmaterial der Endkammer sich entstanden dachte. Erst Grünberg (23) zeigt, daß sie aus den Zellen des Eiröhrenstieles in die Endkammer einwandern. Er findet diesen Vorgang bereits in den Raupenperioden, entsprechend der bereits konstatierten schnelleren Keimzellenentwicklung der von ihm untersuchten Objekte.

4) Die Entwicklung der Keimzellen.

Wir haben die Keimzellen auf einem Stadium verlassen, auf dem wir noch keine bestimmten Zellgrenzen erkennen konnten. Die Kerne lagen in einem grobkörnigen Plasmahaufen eingebettet. Im weiteren Verlaufe zeigt sich nun, daß diese Plasmaklumpen sich langsam umzuformen beginnen, wobei die einzelnen Zellen Kegelform annehmen (Fig. 6 *B*). Auf diesen jungen Stadien ist die Kegelform ziemlich schwer wahrzunehmen, da die Mehrzahl der getroffenen Zellen schräg durchschnitten ovale Konturen zeigt. Nur einzelne median getroffene Zellen lassen die Kegelform deutlich erkennen. Die älteren Stadien bestätigen diese Form der Zellen und die äußeren Entwicklungsverhältnisse zwischen Ei- und Nährzellen setzen sie gewissermaßen voraus. Grünberg (23) gibt uns in seiner Arbeit keinerlei Andeutung über die Gestalt der von ihm beobachteten Keimzellen. Ich muß sogar annehmen, daß er sich über diesen Punkt nicht klar gewesen ist. Vor allen geht das aus seinen Zeichnungen hervor, die er auf Taf. 18 von *Pieris brassicae* L. gibt. Sie zeigen eine derartige auffällige Übereinstimmung in der äußeren Entwicklung von Ei- und Nährzelle mit den bei *Deilephila euphorbiae* waltenden Entwicklungsverhält-

nissen, daß ich überzeugt bin, daß ihm hier dieselbe Entwicklung vorgelegen hat. Seine Fig. 41 und 42 lassen die Zellgrenzen der einzelnen Keimzellen ziemlich ganz vermissen, so daß man sich von der wahren Gestalt der Zellen nach ihnen wohl kaum eine Vorstellung machen kann. (Die Spermatogonien nehmen ebenfalls diese Kegelform an. Hier hat Grünberg sie wahrgenommen und dargestellt. Er bezeichnet sie als »Plasmaschweife der Spermatogonien«.) Die kegelförmigen Oogonien vermehren sich lebhaft durch Teilungen, welche komplexweise stattfinden, und die sich bis in die vierte Raupenperiode verfolgen lassen. Erst dann tritt ein Ruhestadium ein. Der Kern der Keimzellen ist während dieser Vorgänge in reger Tätigkeit. Er ist ausgezeichnet durch ein oder zwei auffallend große Nucleoli, die ungefähr in der Mitte des hellen Kernsaftes liegen. An der Membran des Kernes finden sich kleine Chromatinpartikelchen verstreut vor; durch Teilungen zerfallen die Nucleoli und es sammelt sich das Chromatin in der Mitte des Kernes. Darauf kommt es zur Centrosoma- und Spindelbildung. Obschon ich nun viele Äquatorialplatten auf den Schnitten angetroffen habe, ist es mir nicht möglich gewesen, die Chromosomenzahl dieser Teilungen festzustellen. Die einzelnen hier ganz gleichen runden Chromosomen rücken bei der Bildung der Äquatorialplatte so dicht aneinander, daß sie sich oft untereinander berühren, wobei die Grenzen gegeneinander verschwimmen. Am Ende der vierten Raupenperiode hören die Teilungen auf, und ein Ruhestadium tritt ein (Fig. 6 B). Zu Beginn der fünften Raupenperiode finden wir die jetzt vollkommen schlauchförmigen Keimfächer mit einem ganz gleichartigen Zellmaterial erfüllt. Hier fiel es mir zum ersten Male auf, daß die Keimzellen geordnet zu einzelnen Gruppen vereint zusammen liegen und zwar in der Weise, daß sich die Kegelspitzen vereinigen. Ob dieses Verhalten dadurch entsteht, daß sich nach vollendeter Teilung der Oogonien die Tochterzelle an die Mutterzelle anlegt, oder ob benachbarte Oogonien zu solchen Gruppen zusammentreten, konnte ich im Verlaufe der bisherigen Entwicklung nicht feststellen. Ich werde an anderer Stelle noch genauer auf diese Frage eingehen. Daß durch die Oogonienteilung entstandene Zellmaterial nimmt nach Abschluß der Teilung ein anderes Aussehen an als das Ausgangsmaterial, indem jene kleinen Chromatinkörner, die an der Peripherie des hellen Kernbläschens liegen, heller werden. Sie zerfallen zu einer breiigen Masse und nehmen einen dem außenliegenden Plasma ganz ähnlichen Charakter an. Die Kernmembran ist nur bei genauer Beobachtung aufzufinden, und bei der Betrachtung eines Schnittes durch solche Stadien gewinnt man erst den Eindruck, als ob der helle Kernsaft sich pseudopodienartig in das Plasma der Zelle verzweige, da die im Kern

an der Peripherie gelegene breiige Masse sich allmählich in den hellen Kernsaft hereinschiebt. Die Nucleoli sind auf diesen Stadien besonders groß. Oft sind sie zu einem einzigen großen Keimfleck vereinigt, oder sie sind in Teilung begriffen, und zeigen die typische Hantelform. Es können dabei zwei oder drei Nucleoli entstehen. Bei der Teilung nimmt der Nucleolus ein schleifenförmiges Aussehen an. Dann wird die Mitte der Schleife heller und es erfolgt an dieser Stelle eine Trennung. Die Nucleoli liegen stets in dem hellen Kernsaft. Jene plasmaähnliche Masse schiebt sich dabei öfters zwischen die beiden Nucleoli in den Kernsaft herein. Letzterer zieht sich um die Nucleolen herum zusammen, wodurch der runde Kern wie eine Zelle, die aus einem dunklen Plasmaleib mit zwei hellen je einen Nucleolus bergenden Kernen besteht, erscheint. Außer den Keimflecken kann man auf diesen Stadien einen großen Nebenkeimfleck wahrnehmen. Erwähnen möchte ich noch, daß eine Anzahl von Oogonien der Auflösung anheimfällt. Dabei lösen sich die Nucleoli unter quellungsähnlichen Erscheinungen auf. Die Kernmembran zerfällt, und der Inhalt des Kernes geht in das Plasma über, worauf letzteres in das Keimfach sich ergießt. Da diese Auflösungen ziemlich häufig auftreten, ist das Keimfach von Kernpartikelchen durchsetzt, die aus den aufgelösten Oogonien stammen, welche nach Grünbergs Ansicht den Oogonien zur Nahrung dienen.

II. Teil.

Das Puppenstadium.

1) Die morphologischen Entwicklungsverhältnisse des Eierstockes.

Der Eierstock eines Lepidopters gelangt bereits in der Puppe in allen seinen Teilen zur Entwicklung. Wir haben gesehen, wie im Raupenstadium die Keimfächer und die Eiröhrenstiele sich streckten und letztere sich zum Eikelch (*Est.K.*) vereinigten (Fig. 7). Am Schlusse der fünften Raupenperiode sind die schlauchartigen Keimfächer mit einer großen Zahl von indifferenten Keimzellen erfüllt und ich will diesen Teil des Eierstockes von nun an mit dem üblichen Namen »Endkammer« bezeichnen. Die fortschreitende Entwicklung äußert sich darin, daß aus der bindegewebigen Hülle der Eikelch herausgeschoben wird. Ganz allmählich folgen die Eiröhrenstiele, zunächst die unteren Teile derselben, die an ihrer der Endkammer zugekehrten Seite eine kleine Anschwellung erkennen lassen (Fig. 8 A), darauf die oberen Teile, deren Zellen zu Follikelzellen bestimmt als Zellschläuche ebenfalls aus der äußeren Hülle nun

hervortreten. Zu dieser Entwicklung wird fast die ganze Zeitdauer des Puppenlebens benötigt. Denn ungefähr 14 Tage vor dem Schlüpfen des Falters ist der Eierstock nicht größer als höchstens 5—7 mm. Zu Beginn des Puppenlebens betrug seine Größe 2—3 mm. Das Wachstum ist also in dieser Zeit außerordentlich langsam verlaufen. Umsomehr überrascht es, wenn man bei der Präparation einer Puppe, die etwa 8 Tage vor dem Schlüpfen steht, den Eierstock auf 2 cm, und bei einer Puppe, die kurz vor dem Schlüpfen steht, auf ungefähr 6 cm gewachsen vorfindet. Fig. 8 B stellt einen solchen Eierstock dar. Wir sehen, daß dieses Wachstum auf eine Verlängerung der Eiröhrenstielanlage zurückzuführen ist. Sowohl der obere als auch der untere Teil dieser Anlage hat sich um ein beträchtliches Stück gestreckt. Die Anschwellung am oberen Ende des unteren Teiles des Eiröhrenstieles ist noch erhalten und gewachsen. Von da beginnt der obere Teil des Eiröhrenstieles, der von hintereinanderliegenden, nach der Endkammer zu immer kleiner werdenden Kugeln, den Eifächern erfüllt ist (*Er*). Die Endkammer selbst liegt mit den drei zugehörigen Endkammern des einen Eierstockes in der gemeinsamen, äußeren Hülle vereint (*a.H.*). Betrachten wir nun einmal die inneren Entwicklungsvorgänge, die das eben beschriebene äußere Wachstum des Eierstockes in jenem Stadium bedingen.

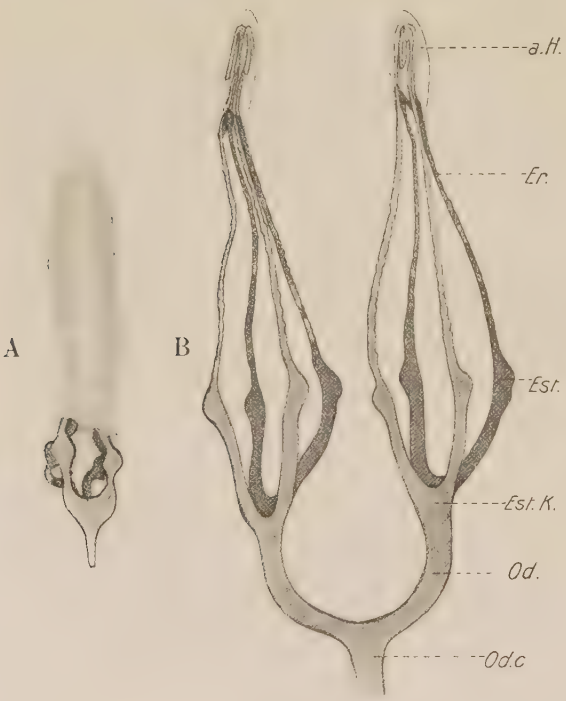

Fig. 8 A und B

stellt den Eierstock einer Puppe, welche kurz vor dem Schlüpfen steht, dar. Die Endkammern und ein Teil der Eiröhren werden von der gemeinsamen äußeren Hülle (*a.H.*) umgeben. Die innere Hülle hat das Peritonalepithel der Eiröhren (*Er.*) gebildet. Diese selbst sind erfüllt mit den kugeligen Eifächern, welche bis zu der Anschwellung, dem Beginn der Eiröhrenstiele, die Eiröhren ausfüllen.

a) Die äußere Hülle (*a.H.*)

bestand aus einem lockeren Bindegewebe und umgab die Endkammern, die Eiröhrenstiele und den Eiröhrenkelch. Sobald nun die beiden letzteren aus der Hülle herausdringen, sucht die bindegewebige Umhüllung dem Wachstum entsprechend zu folgen, indem sie in Form eines einschichtigen Epithels sich dem wachsenden Eikelch und den Eiröhrenstielen anlegt. Dies geschieht jedoch nur solange, als diese Teile ein langsames Wachstum aufweisen. Sowie kurz vor dem Schlüpfen eine gesteigerte Entwicklung jener Abschnitte des Eierstockes eintritt, vermag die äußere Hülle diesem Wachstum nicht mehr zu folgen, und sie beschränkt sich auf die Umhüllung der Endkammern, welche sie selbst in der Imago noch umgibt. Letzteres Verhalten weicht wesentlich ab von den sonstigen bisher an den Insekten und speziell an den Lepidopteren beobachteten Befunden. Ich will bei der Besprechung der Morphologie des Eierstockes der Imago auf dieses Verhalten noch zurückkommen. Der Zweck dieser Hülle besteht darin, die wachsenden Keimzellen zu schützen. Später übernimmt sie mehr eine ernährende Funktion. Ihre Zellen produzieren in reichem Maße dotterhaltige Nährsubstanzen, so daß die von der dünnen inneren Hülle umgebenen Endkammern gewissermaßen in Nährsubstanz eingebettet liegen.

b) Die innere Hülle (*i.H.*),

welche aus dem keimzellenähnlichen Zellmaterial sich aufbaute, gewinnt in der weiteren Entwicklung an Ausdehnung. Zunächst den Endkammern und der Eiröhrenstielanlage angeschmiegt, wächst sie bei der Entwicklung der Eiröhren mit und bildet die äußere Bekleidung derselben. Um die Endkammern als mehrschichtiges Epithel gelegen geht sie nach der Eiröhre zu allmählich in ein einschichtiges Epithel über, wobei sie sich der Rundung der wachsenden Eifächer anschmiegt. Sie dient als das sog. Peritonealepithel (*Pt.*) zum Schutz der Eiröhre.

c) Die Hüllmembran (*Hm.*)

bildet die eigentliche Hülle der Keimzellen während der Entstehungs-, Differenzierungs- und Wachstumsperiode. In den jüngeren Stadien, bis zum Beginn des Puppenstadiums, umfaßt sie nur die Endkammer. Nach vollendeter Differenzierung, im Puppenstadium, dringt sie mit den vordringenden Eifächern in die Follikelzellen herein, letztere zum Teil mit einschließend, zum Teil außerhalb liegen lassend. Sie bildet innerhalb der Eiröhre eine Hülle um die einzelnen Eifächer, von denen ein jedes aus einem Nährkomplex und einer Eizelle sich zusammensetzt. Zwischen dieser Hülle und der äußeren Eiröhrenwandung befindet sich der eine Teil von Follikelzellen, welcher außerhalb liegen blieb und der für die wachsenden Keimfächer Nährsubstanz liefert.

2) Die Differenzierung der Zellen der Eiröhrenstielanlage.

a) zu Zellen des Eiröhrenstieles und b) zu Follikelzellen.

a) Wie bereits im ersten Teil der Arbeit erwähnt wurde, macht sich in der fünften Raupenperiode eine Trennung der Zellen des Eiröhrenstiels in zwei Arten bemerkbar. Während der die Endkammer verschließende Teil, den ich seiner Lage nach kurz als den oberen Teil der Zellen bezeichnet habe, zu einem soliden Zellpfropf aus dicht aneinander gedrängten Zellen heranwächst, ordnet sich der untere Teil der Zellen längs der membranösen Wendung der Eiröhrenstielanlage zu einem Cylinderepithel an. Grünberg (23) beobachtet denselben Vorgang am *Bombyx mori*. Freilich scheint nach seiner Beschreibung eine weitere Differenzierung als die eben beschriebene nicht eingetreten zu sein. (23, Tafel 18 Fig. 34, 35, 38.) Bei *Deilephila euphorbiae* dagegen setzt sich dieser Prozeß fort in der Puppe. Während bei *Bombyx mori* das Zellmaterial der Follikelzellen in den Hohlraum (Fig. 9 *L* = Lumen), der durch die Epithelbildung im Innern des späteren Eiröhrenstieles entsteht, frei hereinreicht, wird bei *Deilephila euphorbiae* eine deutliche Trennung zwischen beiden Zellarten geschaffen (Fig. 9 A, B, C, D). Dieses geht in folgender Weise vor sich: Die Epithelzellen vermehren sich. Infolgedessen drängt die Epithelschicht gegen den oberen Teil der Zellen, die dicht aneinander gelegen ein Eindringen in ihr Zellmaterial nicht zulassen, und sie schiebt sich nach Innen zu an der soliden Zellmasse entlang ein. (Fig. 9 B). Bei diesem Vorgang wird die umhüllende Membran (*u.M.*) der Eiröhrenstielanlage, die schlauchartig Follikel- und Epithelzellen einschließt, zerrissen, indem zunächst an der Stelle, wo die Epithelzellen einrücken, eine Einstülpung der Membran (*En.*) entsteht, da die daran anliegenden Cylinderzellen sie mit hereinziehen. Schließlich zerreißt sie, und es tritt nun eine vollkommene Trennung beider Zellarten dadurch ein, daß die nach innen gerichteten Rißflächen miteinander verwachsen, während sich die darüberliegenden Zellen wie eine Kappe über das neue Gebilde stülpen (Fig. 9 C). Die beigegebene Darstellung wird diesen Vorgang am besten erklären. Auf diese Weise wird der einleitende Apparat von dem Teile des Eierstocks, in welchem die Eibildung und das Wachstum des Eies erfolgt, vollständig getrennt. Durch das Umbiegen des Epithels an der Berührungsstelle mit den Follikelzellen entsteht eine kleine Anschwellung. Die langen in zwei bis drei Schichten hintereinander liegenden cylindrischen Zellen sind gewissermaßen an dieser Stelle um einen Punkt konzentrisch angeordnet (Fig. 9 D). Durch Wachstum und Zellvermehrung wird diese Anschwellung bedeutend

größer. In ihrem Innern entsteht ein Lumen, das sich in den stielartigen Ausläufer dieser Anschwellung fortsetzt, und das durchzogen wird von Plasmafäden, so daß der Hohlraum ein parenchymatöses Aussehen zeigt (Fig. 9 D). In einer Puppe, die kurz vor dem Schlüpfen steht, finden wir

Fig. 9 A bis D.

Die Trennung des Zellmaterials der Eiröhrenstiele in Follikelzellen und Zellen des Eiröhrenstieles. (Vgl. Fig. 6.) Der obere Teil der Eiröhrenstielanlage wird zu Follikelzellen (*Fz.*), während der untere Teil sich zu einem Epithel (*Ep.*) umwandelt. An der Berührungsstelle beider Zellarten entsteht eine Einschnürung (*En.*), welche fortschreitet und zur vollständigen Trennung beider Zellarten führt (Fig. C). Durch die Abschnürung und das Wachstum entsteht eine Anschwellung, in der sich später ein Lumen (*L.*) bildet, das sich fortsetzt bis in den Eiröhrenkelch.

diese Anschwellung noch vor. (Vgl. Fig. 8.) Sie muß von den Eifächern, sobald sie bis dahin vorgedrungen sind, durchbrochen werden. Dabei werden die in Betracht kommenden Eifächer, welche als erste diese Stelle passieren müssen, oft zusammengeschoben. Fig. 10 stellt einen Querschnitt durch mehrere derartig deformierte Eifächer dar. Die Anschwellung verschwindet erst in der Imago, indem der dahinter gelegene zunächst schwächere Eiröhrenstiel zu der gleichen Stärke wie die Schwellung heranwächst. Die davor gelegene Eiröhre hingegen erreicht höchstens die Hälfte dieses Umfangs, und es entsteht infolgedessen an dieser Stelle ein plötzlicher Übergang eines schmalen in einen breiteren Teil.

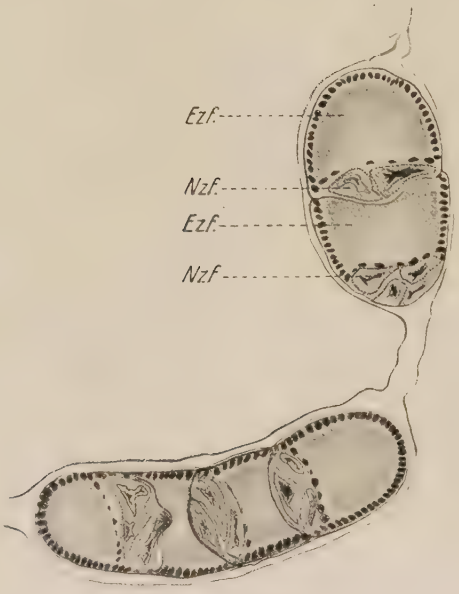

Fig. 10.

Ineinandergeschobene Eifächer. Die zuerst in den Leitungsapparat eindringenden Eifächer müssen die Zellwand durchbrechen, welche den Leitungsapparat bzw. den Eiröhrenstiel von der Eiröhre trennt (vgl. Fig. 9 D), bevor dieser Widerstand überwunden wird, werden die vordringenden Eifächer zusammengeschoben.

Einen für die Entwicklung der Eier bei weitem wichtigeren Anteil erlangt der obere Teil des Zellpfropfes, welcher, wie schon bekannt, die Follikelzellen zu liefern bestimmt ist. Wir werden im folgenden sehen, wie diese Zellen auf die mannigfachste Art und Weise zum Aufbau des Eies und Eierstockes verwendet werden, und ich will diese Vorgänge beschreiben, wie sie sich chronologisch nacheinander abspielen. Sie stehen in engster Beziehung zum Wachstum der Keimelemente. Wir sehen, wie während der Differenzierung des Zellmaterials das Volumen von Ei- und Nährzellen durch Wachstum sich vergrößert, und wie die zu Zellkomplexen zusammengeschlossenen Keimzellen in den Zellpfropf, der die Endkammer verschließt, eindringen. (Tafel VI, Fig. 3.) Dadurch wandert ein großer Teil der Zellen dieses Zellpfropfes an der Wandung der Endkammer entlang in letztere ein und bildet längs der Hüllmembran einen epithelartigen Belag. (Tafel VI, Fig. 1, 2.)

Fig. 11.

Wachsendes Keimfach der Endkammer. Vergr. 700. Diese Darstellung soll das enorme Wachstum dieser Stadien zeigen. Die gezeichnete Gruppe ist um 3 Fächer älter als die letzte, auf Fig. 3 abgebildete. Durch das Wachstum wird der seitlich von der Keimzellengruppe gelegene Teil der Follikelzellen nach oben (Fz_1) und nach unten (Fz_2) verdrängt. Infolgedessen kommt zwischen die einzelnen Eifächer eine größere Anzahl Follikelzellen zu liegen.

c) Umbildung eines Teiles der Follikelzellen zu Dotterzellen.

Verfolgen wir zuerst einmal das Schicksal dieser Zellen. Sie entwickeln sich bei *Deilephila euphorbiae* zu einer Art von Zellen, wie sie bisher bei der Eientwicklung in dieser Form und an dieser Stelle noch nicht zur Beobachtung gelangt ist. Es handelt sich um eine Umwandlung der als Epithel die Endkammer auskleidenden Follikelzellen zu Dotterzellen.

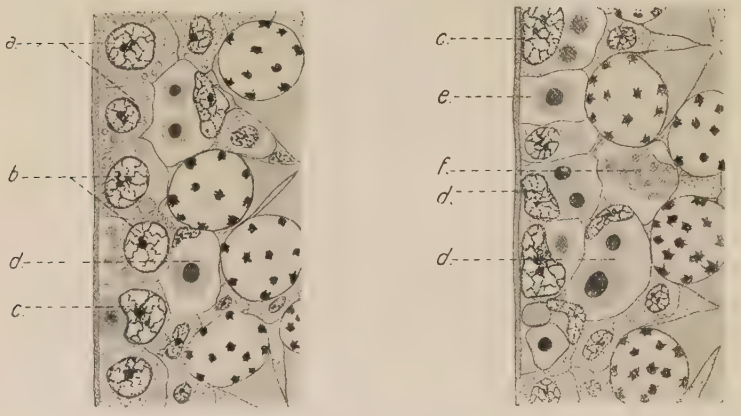

Fig. 12.

Die Umwandlung der Follikelzellen zu Dotterzellen. Die Buchstaben *a—f* stellen die Entwicklungsgrade vom Anfang bis zum Ende des Dotterbildungsprozesses dar.

(Tafel VI, Fig. 1, 2, 3.) (Fig. 12 *Dz.* a—f.) Bei der Durchsicht der Längsschnitte durch den Eierstock einer Puppe von jüngerem Alter zeigte es sich, daß die eben zur Eizelle differenzierten Zellen in dem sie umgebenden Plasmahof bereits Dotterkügelchen enthielten, obschon die Nährzellen sicher auf diesem Stadium noch nicht in Tätigkeit getreten waren; die Follikelzellen umgaben noch ungeordnet die Eizelle. Der Ursprung der Dotterbildung mußte also in der Eizelle selbst liegen, oder der Dotter mußte auf eine andere Art, als wie es gewöhnlich durch die Nährzellen und Follikelzellen geschieht, in die Eizelle gelangt sein. Man kann nun beobachten, daß der Dotter der Eizelle erst dann auftritt, nachdem sich um die letztere ein bläschenförmiger Hohlraum gebildet hat. Zugleich damit ändert die kegelförmige Eizelle ihre Gestalt, indem sie nach allen Seiten hin pseudopodienartige Plasmaausläufer ausstreckt, die mit der Peripherie des gebildeten Hohlraumes in Verbindung zu treten suchen und diesen netzartig durchsetzen. (Tafel VI, Fig. 2 *Ez.*) Ein Schnitt durch diesen Hohlraum erscheint als ein heller Hof um die Eizelle, und die Dotterkügel-

chen liegen der Begrenzung dieses Hofes genähert. In dem kurz davor liegenden Teile der Endkammer, in dem die Hofbildung noch nicht begonnen hat, sehen wir, daß sich in der Nähe der sich zur Eizelle differenzierenden Zelle unter den umliegenden Follikelzellen einige der äußeren Form nach wohl den letzteren gleiche, ihrem Inhalt nach jedoch von ihnen abweichende Zellen befinden. Während die typischen Follikelzellen einen Kern und einen hellen Plasmaleib aufweisen, sind jene abweichenden Zellen meist mit einer dunklen dotterähnlichen Masse erfüllt, in der ein schwarzer Nucleolus liegt. Diese Zellen lassen sich bis in die Differenzierungszone verfolgen, und sie liegen mit einer gewissen Regelmäßigkeit im Inhalt der Endkammer verteilt. Nur in dem äußersten Ende der Endkammer, die das indifferente Zellmaterial enthält, fehlen die dunklen Gebilde. Dieser Umstand steht im Zusammenhang mit dem Ursprung dieser Zellen. Wir finden sie zu Beginn ihres Auftretens unter jenen Follikelzellen gelegen, die als Epithel die Endkammer auskleiden. Die Untersuchung ergibt, daß sie aus der letzteren Zellart ihren Ursprung nehmen, und Objekte, welche mit Carnoyscher Flüssigkeit konserviert wurden, geben zur Beobachtung dieses Vorganges die günstigsten Schnittbilder. Alle mit osmiumhaltiger Flüssigkeit behandelten Objekte dagegen sind für diese Untersuchungen unbrauchbar, da sich die von der Zelle gebildete Dottersubstanz stark schwärzt, und der Inhalt der Zelle infolgedessen als ein schwarzer Klumpen erscheint. Die Dotterbildung nimmt ihren Anfang (Fig. 12 a—f) damit, daß in dem Plasma der Zelle kleine gelbliche Partikelchen auftreten, die sich zu kleinen Körnern vereinigen. Diese Körner liefern durch Verschmelzung miteinander ein oder zwei größere Dotterkugeln. Diese nehmen jetzt fast den ganzen Zellraum ein und haben den erst mehr zentral gelagerten Zellkern in eine der Ecken der Zellwand gedrängt. Dabei wird der Kern deformiert. Das Plasma ist vollkommen zu Dotter umgewandelt, und der zwischen den einzelnen Dotterkugeln gelegene Raum erscheint vollkommen leer. Die Zellgrenzen bleiben erhalten. Im weiteren Verlaufe schwindet auch noch der Kern der Zelle. Er wird von dem Dotter aufgenommen; denn sobald der Zellkern geschwunden ist, erscheint in den Dotterkugeln ein großer schwarzer Nucleolus. Damit hat die Zelle ein Aussehen angenommen, das den Ursprung aus der Follikelzelle nicht mehr erkennen läßt. Die neugebildeten Zellen erscheinen als eine von den Follikelzellen getrennte Zellart, und ich möchte sie nach ihrem Inhalt als Dotterzellen bezeichnen. Sie liegen in dem Epithel der Hüllmembran in der Weise verteilt, daß meistens drei bis vier solche Zellen auf den verschiedensten Verwandlungsstadien begriffen, nebeneinander liegen. Später hingegen finden wir diese Dotterzellen auch

im Innern der Endkammer verteilt und zwar mit Regelmäßigkeit stets in unmittelbarer Nähe der zur Eizelle differenzierten Zelle. Es entsteht nun die Frage, wie diese Zellen von der Hüllmembran bis unter das innere Zellmaterial gelangen und weshalb sie gerade in der Nähe der Eizelle gelegen sind. Wir sahen, wie das Epithel aus dem Zellpfropf hervorgehend an der Hüllmembran entlang wuchs. Auf späteren Stadien finden wir es bis zum äußersten Ende der Endkammer, bis an die abschließende Apicalzelle heranwachsen. Teilungsfiguren, die sich in diesem Epithel vorfinden, weisen auf eine Vermehrung dieser Zellen hin. Dadurch werden die Dotterzellen aus dem Epithel herausgedrängt und gelangen unter die Keimzellgruppen, zwischen welche sie sich einschieben. Es entsteht bei diesem Vorgange ein mehrschichtiges Epithel. Die erste Lage wird von einer zweiten dahinter sich bildenden Epithellage verdrängt, und die erste Lage schiebt sich, je nach den Raumverhältnissen in die Keimzellgruppen ein. Je weiter die Differenzierung fortschreitet, umso deutlicher tritt es hervor, daß sich die im Zellmaterial verstreuten Dotterzellen unmittelbar an die Eizelle anlegen (Tafel VI, Fig. 3). Dieses Verhalten kann durch keine rein äußerlichen Umstände hervorgerufen werden, da ein Zellkomplex aus Ei- und Nährzellen ein annähernd rundes Gebilde darstellt, das sich anfangs aus gleich großen kegelförmigen Zellen zusammensetzt. Höchstwahrscheinlich beruht dieser Vorgang auf chemotaktischen Einflüssen. Es setzt darauf die Hofbildung um die Eizelle ein und die an der Peripherie dieses Hofes außengelegene Dotterzelle beginnt unter quellungsähnlichen Erscheinungen ihres Nucleolus sich in einzelne Dotterkügelchen zu zerlegen. Sie liegt der Hofmembran auf diesem Stadium eine Zeitlang direkt an. In weiterem Verlaufe platzt die Zellwand der Dotterzelle und ergießt ihren Inhalt in die Eizelle. Dieser Vorgang findet mehrere Male hintereinander statt (Tafel VI, Fig. 3), so daß die Eizelle auf diese Weise eine nicht unbeträchtliche Dottermenge in Form von größeren Kügelchen erhält. Auf den späteren Entwicklungsstadien. auf denen ein einzelnes Keimfach die Eiröhre in ihrer ganzen Breite ausfüllt, geschieht die Dotteraufnahme direkt aus dem einschichtigen Epithel. Diese Dotterkügelchen bleiben während der ganzen Wachstumsperiode in der Eizelle unverändert erhalten und finden sich infolgedessen in allen Eizellenfächern vor.

So überraschend aufs erste dieser Vorgang der Dotterbildung erscheint, so ist er im Grunde genommen doch weiter nichts, als eine Modifikation der sonstigen Funktion der Follikelzellen. Es ist bekannt, daß die Follikelzellen, nachdem sie die Eizelle mit einem schützenden Epithel umgeben haben, mit der Sekretion von Dottersubstanz in der Form von feinsten Tröpfchen beginnen. Diese Sekretion soll gegen Ende der Ausbildung der

Eizelle zum fertigen Ei zunehmen und in einer Auflösung des Kernes der Follikelzellen ihren Höhepunkt erreichen. Ich werde später noch über ganz ähnliche Verhältnisse bei *Deilephila euphorbiae* zu berichten haben. Die Entwicklung der weiterhin noch aus dem Zellpfropf stammenden Follikelzellenarten und deren Verwendung will ich erst im III. Teil der Arbeit beschreiben, da sie rein äußerlich von der Bildung der Eifächer, die im Puppenstadium vor sich geht, abhängig ist.

3) Die Keimzellendifferenzierung.

a) Ursprung der Nährzellen.

Ehe es zu der Bildung der Eifächer kommt, können wir an dem Zellmaterial der Endkammer gewisse Änderungen wahrnehmen, für die man den Namen »Keimzellen-Differenzierung« geprägt hat. Man verstand unter diesem Ausdruck bis vor wenigen Jahren folgendes: Die Endkammer eines nährzellenbildenden Insektes enthält ein indifferentes Zellmaterial, aus dem die Eizellen, die Nährzellen und die Follikelzellen hervorgehen. Man hielt demnach die Follikelzellen und die Nährzellen für differenzierte Oogonien. Wie ich schon erwähnt habe, wies Grünberg (23) nach, daß die Follikelzellen sicher nicht diesen Ursprung nehmen, und ich kann diesen Befund nur bestätigen. Die neueren Untersuchungen über den Ursprung der Nährzellen der Insekten haben nun überraschende Resultate gezeitigt. Es ergab sich nämlich, daß die Nährzellen bei den Insekten nicht als differenzierte Oogonien zu betrachten sind, sondern vielmehr als die Tochterzellen derselben.

Ein derartiges Verhalten hat Will (6) zum ersten Male bereits im Jahre 1886 für *Colymbetes fuscus* beschrieben. Diese Beobachtungen wurden 1901 von Giardina von neuem festgestellt und Günthert (31) erweiterte 1910 diese Untersuchungen insofern, daß er alle Dytisciden auf diese Vorgänge hin untersuchte und für alle ein gleiches Verhalten feststellte.

1912 erschien eine Arbeit von Brauns (32), der, angeregt durch die Untersuchungen von Günthert und Giardina, die Entstehung und Funktion der Nährzelle bei *Forficula auricularia* L. bearbeitete. Er fand, daß hier die Nährzelle als eine Tochterzelle der Oocyte entsteht, indem die Oocyte sich teilt in eine Ei- und eine Nährzelle. Diese Arbeit von Brauns war mir insofern von besonderem Interesse, weil die bei ihm gebildete Nährzelle ihrem Kern und ihrer Funktion nach ganz dem Typus der von mir bei *Deilephila euphorbiae* vorgefundenen Nährzelle entspricht. Der Gedanke an eine gleichartige Entstehung lag nahe. Doch der Umstand, daß bei *Deilephila euhporbiae* mehrere Nährzellen zur Ausbildung gelangen,

macht diese Entstehungsweise unmöglich, zumal da sich in der Endkammer von der Zone an, in welcher sich diese Oocytenteilung vorfindet, bis zur definitiven Ausbildung der Zellen zu Nährzellen keine weiteren Zellteilungen mehr vorfinden. Es können also nicht durch eine einmalige Teilung einer Oocyte eine Eizelle und mehrere zugehörige Nährzellen entstehen. Ein Teil davon muß vorher bereits in dem indifferenten Zellmaterial vorhanden gewesen sein. Diese Tatsache spricht eher für eine Entstehung der Nährzellen auf eine Art, wie GIARDINA und GÜNTHERT sie bei den Dysticiden nachgewiesen haben.

Dazu kommen noch die in beiden Fällen auffallend gleichen Lagebeziehungen (vgl. Fig. 13 A u. B) der Eizellen zu den Nährzellen, die sicher nicht durch einen Zufall sich in dieser gleichen Weise herausgebildet haben.

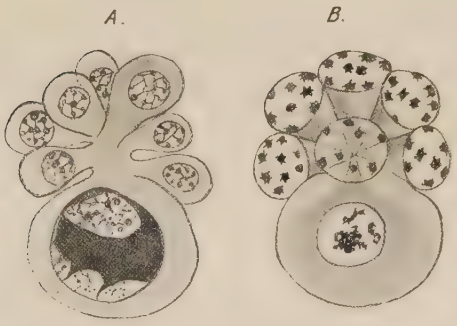

Fig. 13.

Fig. A. Die Entwicklungsverhältnisse der Eizelle zu den Nährzellen bei *Dytiscus* (nach GÜNTHER).
Fig. B. Die Entwicklungsverhältnisse der Eizelle zu den Nährzellen bei *Deilephila euphorbiae*.
Beide Darstellungen sollen die Gleichheit der vorliegenden Entwicklungsweise demonstrieren.

Es widerspricht auch in keiner Weise einer gleichen Entwicklung, daß die von GIARDINA und GÜNTHERT beobachteten Nährzellen eine runde Kernform besitzen, während die Kerne der Nährzellen von *Deilephila euphorbiae* eine gelappte Form annehmen. Ich will später zeigen, daß die letztere Kernform lediglich als ein aus Druckverhältnissen in dem durch die Follikelzellhülle eingeschlossenen Eifach entstandenes Gebilde zu betrachten ist. Ursprünglich besitzen ja auch die Nährzellkerne von *Deilephila euphorbiae* eine kugelige Kernform (Tafel VI, Fig. 2), die sie solange beibehalten, als die Follikelzellen das Eifach lose umgeben. GIARDINA und GÜNTHERT weisen nun nach, daß die Nährzellen bei *Dytiscus* u. a. als Tochterzellen der Oogonien ihren Ursprung nehmen, und ich möchte nach dem eben Gesagten für *Deilephila euphorbiae* eine gleiche Entstehung der Nährzellen annehmen. Fig. 13 B, die eine differenzierte Eizelle von *Deilephila euphorbiae* mit den ihr aufsitzenden Nährzellen darstellt, mag die Gleichheit der äußeren Entwicklungsverhältnisse von Ei und Nährzellen mit denen von *Dytiscus* zeigen, welche in Fig. 13 A nach GÜNTHERT wiedergegeben sind.

Was die Chromatinvorgänge bei der Entstehung der Nährzellen an-

betrifft, so sind sie in beiden Fällen verschieden. Bei *Dytiscus* erhält diejenige der beiden Schwesterzellen, welche zur Eizelle wird, ein Plus von Chromatin in Form eines Chromatinringes. Man kann hier also bereits feststellen, welche von den beiden Zellen zur Nährzelle und welche zur Eizelle wird. Dieses Verhalten fehlt bei *Deilephila euphorbiae*, und die durch die Oogonien- und Oocytenteilung gebildeten Nährzellen unterscheiden sich in keiner Weise von der Eizelle. Wir haben nach Abschluß dieser Teilungen einen Zellkomplex aus äußerlich vollkommen gleichwertigen Zellen vor uns. Das aber sind Verhältnisse, wie sie uns ganz ähnlich Brauns von *Forficula auricularia* L. schildert. Er findet jene letzte Teilung, welche dem Ruhestadium folgt. Er sieht in ihr die von Giardina und Günthert beschriebene »Differentialmitose der Oocyte«, und er behält diesen Ausdruck bei, obwohl sich der Begriff derselben, wie er selbst sagt, gegenüber dem von Giardina und Günthert zugrunde gelegten wesentlich verschiebt. Denn er konnte beobachten, daß aus der Oocytenteilung zwei wenigstens zunächst qualitativ und quantitativ vollkommen gleiche Zellen hervorgehen. Erst durch die Wiederauflösung der Chromosomen, die auf eine zweifache Weise vor sich geht, beginnt sich eine Differenzierung der beiden Tochterzellen einzuleiten. Dies ist ein Verhalten, wie ich, wie schon gesagt, es nun ebenfalls bei *Deilephila euphorbiae* vorfinde. Auch hier entstehen nach der Teilung zwei vollkommen gleichwertige Tochterzellen. Diese Zellen beginnen darauf in jene Entwicklungsstadien einzutreten, welche man als »Keimzellendifferenzierung« bezeichnet hat. Während bei Brauns jedoch das Schicksal der beiden Tochterzellen im Verlaufe dieser Vorgänge von Anfang an ein getrenntes ist, können wir an *Deilephila euphorbiae* dieses Verhalten nicht wahrnehmen, indem alle Zellen die ersten Stadien der Chromatinentwicklung hier gemeinsam durchlaufen (Tafel VII, Fig. 10). Diese bestehen in einer Art Fadenstadium, in welches alle Zellen, die in jener Zone gelegen sind, eintreten. Bei *Forficula* hingegen durchlaufen nur die Nährzellen diesen Prozeß und die Eizellen treten während dieser Zeit in einen Trennungsprozeß des trophischen Chromatins vom generativen ein. Erst nach dem Durchlaufen dieses ersten Fadenstadiums tritt bei *Deilephila euphorbiae* eine Auflösung der beiden Nucleolen ein, und zwar ebenfalls von da ab auf eine zweifache Art, die uns den getrennten Zellcharakter dieses erst gleichartigen Zellmaterials erkennen läßt. Es stellt sich dabei heraus, daß die eine von dem aus sechs Zellen bestehenden Zellkomplex anderer Natur ist, als die fünf zu ihr gehörigen Zellen. Diese eine Zelle ist immer eine ihrer Lage in der Endkammer nach ganz bestimmte. Sie liegt stets nach dem Ausführgang zu. Es ist nun nicht anzunehmen, daß diese Ver-

schiedenheit in der Entwicklung von der rein äußerlichen Lage jener Zelle abhängig ist. Ich möchte vielmehr die dem Ausführgang zugekehrte Lage der Eizelle als eine sekundäre Erscheinung betrachten, die sich erst im Laufe der Entwicklungsverhältnisse herausgebildet hat. Dafür scheinen einige, wenn auch nur wenige Ausnahmefälle zu sprechen, in denen ich diese Zelle von der sonst üblichen Lage abweichend vorfand. Der verschiedene physiologische Charakter der Kerne muß jedoch schon vorher vorhanden gewesen sein. Wir haben auf dem Stadium kurz nach der Differenzierung zu Ei- und Nährzellen Zellgruppen vor uns, die sich aus sechs Zellen zusammensetzen. Zwei von den sechs Zellen einer jeden Gruppe sind aus der letzten Teilung hervorgegangen. Diese Teilung entsprach der von Giardina, Günthert und Brauns beschriebenen »Differentialmitose der Oocyten« und ergab eine Eizelle und eine Nährzelle. Weitere Oocytenteilungen und damit verbundene weitere Bildung von Nährzellen konnte nicht beobachtet werden. Demnach müssen die vier noch zu jeder Gruppe gehörigen Nährzellen bereits vorher entstanden sein, d. h. aus den Oogonien hervorgegangen sein und sind somit als Tochterelemente derselben zu betrachten. Es scheint also in der Entwicklung des Keimzellenmaterials von *Deilephila euphorbiae* eine Kombination der von Brauns und Günthert beobachteten Vorgänge vorzuliegen, indem vier von den Nährzellen, entsprechend den Beobachtungen von Günthert, als Tochterzellen der Oogonien entstehen, während die 5. Nährzelle entsprechend den Beobachtungen von Brauns, aus der einen der beiden gleichartigen Tochterzellen der Oocytenteilungen hervorgeht.

Kehren wir nun zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen, den im Ovar der Puppe sich abspielenden Vorgängen zurück. Bei der Beschreibung des Keimzellenmaterials der fünften Raupenperiode hatten wir das Ruhestadium dieser Zellen kennen gelernt. Zu Beginn des Puppenstadiums wird dieser Ruhezustand aufgegeben. Dies äußert sich in einem Zerfall der Nucleolen (Tafel VI, Fig. 1). Bei einem Teile der Zellen rücken die Zerfallstücke in die Mitte des Kernes vor und bilden rundliche Chromosomen, die sich bald zur Äquatorialplatte anordnen. Aus der Teilung gehen zwei vollkommen gleiche Zellen hervor, die mit den schon vorhandenen, sich nicht mit teilenden Zellen in ihrem äußeren Habitus übereinstimmen. Die Zone dieser letzten Zellteilung wird dadurch begrenzt, daß sofort nach der Teilung das gesamte Zellmaterial der Endkammer — abgesehen von den Follikelzellen — eine eigenartige Veränderung erfährt. Es treten in dem Zellenkernsaft feine Gerüstfäden auf, die sich mit einer gewissen Regelmäßigkeit durch das Kernbläschen ziehen. Zu gleicher Zeit ordnet sich das Chromatin der Kerne und verschmilzt wieder zu zwei Nucleolen,

die sich ihrerseits wieder zu einem großen Nucleolus vereinigen. Vor und nach der Vereinigung der Nucleolen wird von letzteren Chromatin in Form von kleinsten Partikelchen abgegeben, welche an den Fäden suspendiert werden. Diese Chromatinabgabe feinster Partikelchen läßt sich nicht direkt beobachten. Daß jedoch das an den Fäden suspendierte Chromatin aus den Nucleolen stammt, läßt sich daraus schließen, daß die Fäden in der Nähe der Nucleoli am stärksten mit Chromatinpartikelchen besetzt sind. Ferner deutet die Tatsache, daß die spätere, sichtbare, reichliche Chromatinabgabe ihren Ausgang von den Nucleolen nimmt, ebenfalls auf diesen Ursprung hin. Günthert und Brauns haben denselben Vorgang beobachtet und beschrieben. Eine Zeitlang behält der Zellkern nur einen großen Nucleolus. Wir finden in der Endkammer mehrere Schichten solcher Zellgruppen hintereinander liegend vor (vgl. Tafel VII, Fig. 10). Die Chromatinabgabe wird fortgesetzt, und indem die Körnchen an dem Fadennetz entlang gleiten, nehmen die erst kaum sichtbaren Fäden ein solideres kontinuierliches Aussehen an. Unter Bildung der Hantelform zerlegt darauf der Nucleolus sich von neuem in zwei kleinere Nucleoli, die wiederum eine Chromatinabgabe erkennen lassen. Auf diese Weise tritt an den Fäden eine Überfüllung ein, und die kleinen Partikelchen verschmelzen zu Körnern, die an den Fäden befestigt, letztere als Perlschnuren erscheinen lassen. Diesen Vorgang der Chromatinabgabe in den Kernsaft machen die späteren Nährzellen und Eizellen gemeinsam durch. Brauns konnte ein derartiges Verhalten nur von den zu Nährzellen sich differenzierenden Zellen beobachten, während die Eizellen bei ihm in das Knäuel- oder Fadenstadium nicht eintreten. Die mit Osmium behandelten Schnitte zeigten nun, daß das von den Nucleolen abgegebene Chromatin einer Auflösung anheimfällt. Die Nucleoli erscheinen tief schwarz, die abgegebenen Partikelchen dagegen werden heller und gehen allmählich in eine braune, dem Plasma ähnliche Farbe über. Man hat diese Zone, welche das Fadenstadium zeigt, als Synapsiszone bezeichnet. Auf sie folgt die Differenzierungszone. In ihr tritt der getrennte Zellcharakter des Zellmaterials der Endkammer zum ersten Male sichtbar zu Tage, da von da an eine getrennte Entwicklung des Keimzellenmaterials einsetzt.

b) Die Differenzierung der Nährzelle.

Betrachten wir zunächst die Entwicklung derjenigen Zellen, welche sich zu Nährzellen ausbilden. (Tafel VI, Fig. 1—3.) Das Charakteristische dieser Zellart besteht darin, daß die in den Kernen enthaltenen Nucleolen durch fortwährenden Zerfall Chromatin an das Zellplasma abgeben, welches darin gelöst wird und von der Nährzelle als Nährsubstanz an die Ei-

zelle abgegeben wird. Die Chromatinabgabe geschieht auf Kosten der beiden Nucleolen, die am Ende ihrer Leistungsfähigkeit schließlich unter Quellungserscheinungen aufgelöst werden. Die beiden Nucleolen sind ungefähr in der Mitte des Kernes gelegen. Wie wir sahen, zogen sich die Fäden des Synapsisstadiums mit einer gewissen Regelmäßigkeit durch das helle Kernbläschen. Diese Regelmäßigkeit kommt dadurch zustande, daß diese Fäden sich nicht kreuz und quer, wie es sonst öfters von diesem Stadium dargestellt wird, durch das Kernbläschen ziehen, sondern daß sie in ihrem Verlaufe der Kernbläschenmembran folgen. Die weitere Entwicklung dieser Fäden besteht darin, daß sie sich schleifenförmig kontrahieren. Die erst perlschnurartige Kette erhält dadurch, daß die Körnchen miteinander verschmelzen, ein homogenes Aussehen. Die erst länglichen Schleifen verkürzen sich immer mehr, indem sie dabei an Dicke zunehmen. Dies geht soweit, daß sie schließlich als dyadenähnliche Gebilde erscheinen. Sie zeigen auf diesen Stadien eine große Ähnlichkeit mit den beiden Nucleolen des Kernes, und unterscheiden sich von letzteren nur durch ihre hellere Färbung. Darauf geht die dyadenähnliche Form in eine tetradenähnliche Form über, und die ersten Anzeichen der beginnenden Auflösung machen sich bemerkbar. Man kann ganz deutlich feine fadenartige Ausläufer erkennen, die von den Tetraden aus sich in den Kernsaft erstrecken. Allmählich bildet sich um jede der Tetraden ein Hof aus einer helleren Masse. Indem dieser Prozeß fortschreitet, werden die Tetraden mit der Zeit auf diese Weise zu einer helleren dotterähnlichen Masse verwandelt, die in einzelne kleine Tröpfchen zerfällt. Die Tröpfchen sammeln sich an der Peripherie der Kernmembran und liegen zu einer Zone vereinigt der Membran an. Die beiden Nucleolen, welche das an den Fäden suspendierte Chromatin lieferten, bleiben zunächst unverändert erhalten. Sobald jedoch die eben geschilderte Auflösung der Tetraden einsetzt, gehen die Nucleoli in Teilung über, die sich an den entstandenen Teilstücken wiederholt. Anstelle der Nucleolen liegen zwei Ansammlungen von dyadenförmigen Chromatinpartikelchen, die sich in Kürze über den Kern verteilen. Dieser hat an Größe bedeutend zugenommen. Auch der Plasmaleib der Nährzelle ist gewachsen. Dies geschieht auf Kosten der gelösten Tetraden, indem die gelöste Chromatinsubstanz durch die Kernmembran diffundiert. Ich glaube das daraus schließen zu dürfen, weil das Plasma der Nährzellen bereits auf diesen Stadien bei einer Färbung mit Heidenhainschem Hämatoxylin diese Kernfarbe schwach annimmt, im Gegensatz zu dem Plasma der Eizelle, welche farblos erscheint. Wir werden noch sehen, daß die Färbbarkeit des Plasmas der Nährzellen mit gesteigerten Chromatingehalt noch zunimmt.

c) Die Differenzierung der Eizelle.

Wenden wir uns nun dem Schicksal der Zelle zu, welche sich als Eizelle erweist. Im Gegensatz zu den Nährzellen, bleibt in ihr das Chromatin in Form von Nucleolen erhalten. Es zerfällt wohl im Laufe der Entwicklung einige Male in eine Anzahl kleinerer runder Nucleoli, die sich öfter jedoch wieder zu den ursprünglichen Nucleolen zusammenschließen, ohne daß nach dem Synapsisstadium noch einmal eine Chromatinabgabe stattfände. Wir haben offenbar in diesen beiden Nucleolen das Idio- oder Geschlechtschromatin vor uns, während das im Synapsisstadium abgegebene Chromatin das trophische Chromatin des Eizellkernes darstellt.

Die in den Nährzellenkernen sich abspielenden Vorgänge gehen nun auch in der Eizelle vor sich. Trotzdem besteht ein Unterschied in diesen beiden Entwicklungen. Denn in der Eizelle werden diese Vorgänge verlangsamt und führen allmählich zum Stillstand. Entsprechend den Vorgängen in der Nährzelle beginnen die Fäden in der Eizelle sich ebenfalls zu kontrahieren. Diese Kontraktion läuft indessen nicht in eine Tetradenbildung (Tafel VI, Fig. 2) aus, sondern sie findet schon vorher ihr Ende. Schleifenförmig bleiben die Fäden im Kern erhalten und fallen in dieser Phase einer langsamen Auflösung anheim. Es entstehen dabei wie an den Tetraden fadenförmige Ausläufer. Es unterbleibt jedoch jene Umwandlung in eine hellere Substanz und damit ein Zerfall derselben in Körnchen. Wie schon erwähnt wurde, zeigt letzteres nicht die dem Nährzellplasma eigentümliche schwache Färbung mit Kernfarbstoff. Eine ganz entsprechende Verlangsamung tritt in der weiteren Entwicklung der Nucleolen ein. Sie treten viel später in eine Teilung ein als die Nucleolen der zugehörigen Nährzellen. Im Laufe der Entwicklung kommt es jedoch ebenfalls zu jenen erwähnten Anhäufungen von Teilungsstücken. Damit aber findet die den Nährzellen gleiche Entwicklung ihr Ende. Während sich die im Nährzellkern gebildeten Chromatinstücke im Kernsaft verstreuen, nähern sich die beiden Chromatinanhäufungen in der Eizelle einander und vereinigen sich zu einem Knäuel, der wie eine mehrmals verschlungene Perlenschnur erscheint.

Während dieser Entwicklungsphasen treten die einzelnen Zellkomplexe immer deutlicher hervor. Es zeigt sich, daß jeder Eizelle eine gewisse Zahl von Nährzellen zugehört. Sowohl die Form der Eizellen als auch die der Nährzellen ist eine kegelförmige. Die Basis der Kegel wird von dem Kernbläschen gebildet, so daß jeder Kegel eine sphärische Basis erhält. Die Anordnung der einzelnen Zellen eines solchen Komplexes ist eine

derartige, daß die Eizelle stets dem Ausführgang zu gelegen ist, während die Nährzellen der Eizelle aufsitzen. Die Spitzen der kegelförmigen Zellen konvergieren nach dem Punkt, in welchem sie der Eizelle aufsitzen. Auf diese Weise stehen alle fünf Nährzellen an einer Stelle mit der Eizelle in Verbindung. Ein ganz entsprechendes Verhalten konnte GÜNTHERT an *Dytiscus* beobachten (vgl. Fig. 13 *A*). Nach der Differenzierung setzt ein schnelles Wachstum der Zellen ein. Ich will diese Vorgänge, da sie sich zum größten Teile in der Imago abspielen, im folgenden Kapitel behandeln.

III. Teil.

Das Imaginalstadium.

1) Die Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparates.

Die allgemein morphologischen Verhältnisse am Eierstock der Lepidopteren sind bekannt. Paarig angeordnet setzt er sich aus zwei Eileitern (*Od.*), die sich zu einem gemeinsamen Ausführgang, dem Oviduktus communis (*Odc.*) vereinigen, zusammen (Fig. 14). In jeden der paarigen Ovidukte münden die vier Eiröhrenstiele (*Est.* 1, 2, 3, 4), an der Vereinigungsstelle den Eiröhrenkelch (*Est.K.*) bildend. Dem Eiröhrenstiel sitzt die Eiröhre auf, die sich ihrerseits in die Endkammer fortsetzt. Was die in den Leitungsapparat einmündenden Anhänge des Geschlechtsapparates anbetrifft, so verweise ich auf die Beschreibung von JOHANNES MEISENHEIMER (27), dessen Befunde hierüber sich mit den meinigen decken und dessen Bezeichnungen und Abkürzungen ich auf meine Zeichnung (Fig. 14) übertragen will. Als abweichend von MEISENHEIMERS Darstellung wäre zu erwähnen, daß bei *Deilephila euphorbiae* das Receptaculum seminis in einem langen sich verjüngenden Drüsenschlauch ausläuft, im Gegensatz zu dem von *Lymantria dispar* dargestellten kurzen anschwellenden Drüsenschlauch. Ein wesentlicher Unterschied besteht ferner darin, daß sich die Eiröhre scharf absetzt gegen den Eiröhrenstiel und daß die Endkammern von *Deilephila euphorbiae* keinen Endfaden besitzen, mit denen sie am Rückengefäß befestigt werden könnten. Es bleiben hier alle vier Endkammern in einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle vereint. Diese Hülle ist bei dem von MEISENHEIMER untersuchten Objekt während des Puppenlebens abgestreift worden. Bei *Deilephila* jedoch bleibt sie erhalten, und durch Tracheen, welche den zu einem Knäuel verwickelten Eierstock durchsetzen, wird die Befestigung bewirkt. Ein gleiches Verhalten erwähnt W. RÖPKE (35). Er findet es ebenfalls bei einem Sphingiden,

bei *Smerinthus*, vor. Es war mir nun möglich, noch einen Sphingiden, *Deilephila Galii*, daraufhin zu untersuchen. Ich konnte bei ihm dieselben Verhältnisse feststellen und dieses Verhalten scheint mir demnach eine besondere Eigentümlichkeit der Schwärmer zu sein.

Fig. 14.

Der weibliche Geschlechtsapparat von *Deilephila euphorbiae* dorsal gesehen. Vergr. etwa 12mal. Rechter Eierstock, wie er sich beim Öffnen der Imago darbietet, linker herauspräpariert. *Bc.* = Bursa copulatrix, *Drs.* = Drüsenschlauch des Receptaculum seminis, *Estk.* = Eiröhrenkelch, *Er.* = Eiröhre. *Est.* = Eiröhrenstiel, *Kdr.* = Kittdrüsen, *Ob.* = Ostium bursae, *Od.* = paarige Ovidukte, *Odc.* = unpaarer Ovidukt, *Rs.* = Receptaculum seminis, *V.* = Vagina, *Vt.* = Vestibulum.

In dem Eierstock eines befruchtungsfähigen Falters finden wir fast alle Entwicklungsstadien der Eier vor. Hintereinander geschaltet läßt sich auf diese Weise der Werdegang des Eies von Stadium zu Stadium verfolgen. Das eben Gesagte gilt jedoch nur mit einer gewissen Einschränkung; denn die Differenzierungsstadien sind in den meisten Fällen im Falter nur noch lückenhaft anzutreffen, da das Material der Endkammer bis auf einen geringen Rest bereits in der Puppe zur Differenzierung gelangt. Zur genaueren Erkenntnis dieser Vorgänge ist das Puppenstadium erforderlich. Die Oogonienteilungen fanden bekanntermaßen schon in der vierten Raupenperiode ihr Ende. Sie fehlen naturgemäßerweise ganz im Eierstock des Falters. Auch die Entstehung und der Verbrauch der Follikelzellen, die beide im engen Zusammenhang mit der Eibildung stehen, läßt sich im Falter nicht ohne weiteres mehr nachweisen.

2) Die Verwendung der Follikelzellen.

In der Puppe beginnen die wachsenden Keimzellengruppen in jenen, die Endkammer verschließenden Zellpfropf einzudringen. Die Keimzell-

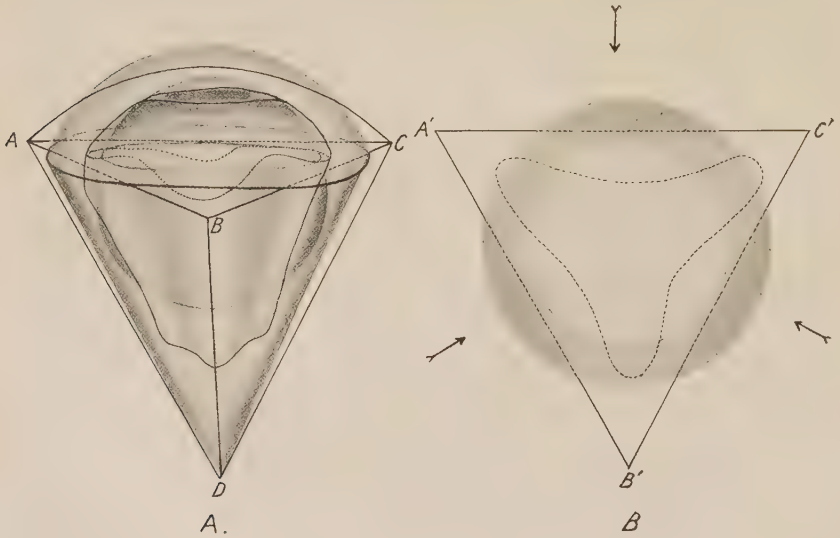

Fig. 15.

Die Umwandlung der kegelförmigen Nährzelle in eine Pyramidenzelle (schem.). A. In grauem Ton ist die ursprüngliche Kegelzelle mit dem in ihr enthaltenen kugeligen Kernbläschen dargestellt. Schwarz konturiert ist die neugebildete Pyramidenzelle und das deformierte Kernbläschen. In der Höhe der Basis ist ein Schnitt durch beide Zellen gelegt (*A B C*). B. *A' B' C'* stellt den Querschnitt *A B C* durch Fig. A in der Projektion dar. Der äußere und innere Kreis schließen grau gehalten einen Querschnitt durch den Plasmamantel der Kegelzelle ein. Der innere Kreis stellt den quergeschnittenen kugligen Kern der Nährzelle dar. Die Pfeile deuten die Druckrichtung an. An der Stelle des größten Druckes entsteht eine Plasmabucht in den Kern, an der Stelle des verminderten Druckes eine Kernbucht in das Plasma.

gruppen haben beträchtlich an Größe zugenommen und drängen das Zellmaterial des Pfropfes gegen die Umhüllungsmembran der Eiröhrenstielanlage. Diese streckt sich und tritt aus der äußeren bindegewebigen Hülle heraus. Kurz vor dem Schlüpfen des Falters wurde dieser Vorgang besonders beschleunigt. Sobald das Wachstum der Keimzellengruppen einsetzt, drängt eine Gruppe die andere vor sich her in die Follikelzellen herein. Auf diese Weise entsteht derjenige Teil des Eierstockes, welcher die wachsenden Eifächer enthält und als Eiröhre bezeichnet worden ist.

Fig. 16.
Die chromatische Kernsubstanz der Nährzellen ist zu länglichen Klumpen geballt. Gesteigerte Sekretion der Follikelzellen.

Diese erfährt im Imaginalstadium eine bedeutende Vergrößerung, im Gegensatz zu den Eiröhrenstielen und dem Ovidukt, die unter Verkürzung ein Stärkerwerden aufweisen. Dadurch, daß eine Zellgruppe hinter der anderen in den Zellpfropf eindringt, entsteht eine perlschnurartige aufgereihte Kette von Eifächern. Zur Umhüllung, Ernährung und Verbindung der einzelnen Fächer untereinander wird nun der noch übrige größere Teil der Zellen des Zellpfropfs verbraucht. Die verschiedene Verwendung ergibt sich aus dem Eindringen der Zellgruppen in die dicht gedrängten Follikelzellen. Verfolgen wir eine derartige aus Eizelle und

Nährzellen zusammengesetzte Keimzellgruppe bei ihrem Eindringen (Tafel VI, Fig. 1—3).

Um die kegelförmige Eizelle hat sich ein Hof gebildet, welcher körperlich ein kleines Bläschen darstellt. Die Nährzellen sitzen der Spitze der Eizelle auf, welch letztere vom Hof umgeben noch deutlich die kegelförmige Gestalt erkennen läßt. Die einzelnen Nährzellen selbst sind gewachsen und haben sich dadurch und infolge ihrer Konvergenz nach einem Punkt eng aneinandergedrängt (Fig. 13 B). Sie bilden zusammen ebenfalls ein ungefähr kegelförmiges Gebilde, das dem Bläschen an dem beschriebenen Punkt aufsitzt. Die Follikelzellen schieben sich nun zwischen den Nährzellenkomplex und die Eizelle, indem sie den zwischen dem Hof der Eizelle und dem Nährzellenkomplex gelegenen Raum ausfüllen. Jene Stelle, wo die Nährzellen mit der Eizelle in Verbindung stehen, bleibt dabei natürlich von Follikelzellen frei. Zu der gleichen Zeit ordnen sich die dem Komplex aus Ei- und Nährzellen zunächstliegenden Follikelzellen epithelartig an und umschließen ihn, so daß wir nun ein Eifach erhalten. Die zwischen Nährzellen und Eizelle gelegenen Follikelzellen werden dabei mit einbeschlossen und bilden in der Folge eine Scheidewand zwischen dem Nährzellkomplex und der Eizelle, welche an der Verbindungsstelle offen bleibt (vgl. Fig. 11 *Qu.a.Fz.*). Von dem außen umschließenden Follikelepithel mehrschichtig ausgehend, geht die Follikelquerwand nach dem Innern in ein einschichtiges Epithel über. Dieser Zustand ändert sich mit steigendem Wachstum. Das mehrschichtige Follikelepithel verschwindet und die vergrößerten Zellen füllen diesen Raum als einschichtiges Epithel aus. Sie gehen dabei in das die Eizelle umgebende Cylinderepithel über, so daß es den Eindruck erweckt, als ob diese Scheidewand sekundär von dem Follikelepithel der Eizelle zwischen die beiden Zellarten des Eifaches eingeschoben worden wäre (Fig. 18 *Fzep.*). Fälschlicherweise wird auch die Entstehung dieser Zellwand in den bisherigen Arbeiten als vom fertigen Follikelepithel ausgehend beschrieben. Ferner heißt es, daß diese Zellwand ungefähr in der Mitte ein »Loch« freiließe, durch welches später die Sekretion der Nährzellen erfolgen soll. Diese Darstellung bedarf der Korrektur, denn wie bereits gesagt, ist es kein Loch, welches an einer beliebigen Stelle freigelassen wird, sondern die Scheidewand kann an dieser ganz bestimmten Stelle nicht zusammenwachsen, da dort die Nährzellen schon von ihrer Entstehnug an mit der Eizelle in Verbindung stehen. Grünberg (23, Taf. XVIII Fig. 45) gibt von *Bombyx mori* eine Zeichnung, an der sogar zwei solcher Löcher freigelassen sind. Diese Zeichnung beruht vermutlich darauf, daß er die körperliche kegelförmige Gestalt der Eizellen und Nährzellen nicht erkannt hat.

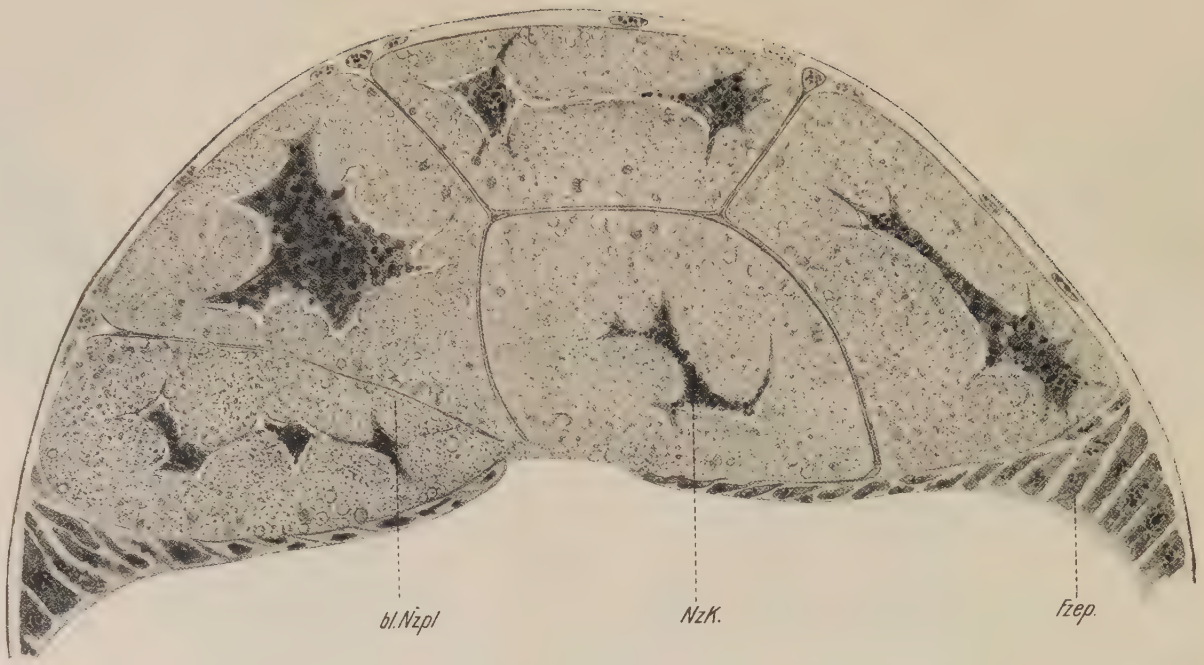

Fig. 17.

Nährzellenkappe in beginnender Auflösung. An den Zellgrenzen der Nährzellen zeigt das Plasma eine blasige Struktur (*bl.Nzpl.*). Infolge der starken Plasmabuchten erscheinen die Kerne außerordentlich verzweigt. Das Chromatin hat sich mehr nach der Mitte der Kerne zurückgezogen unter teilweiser Lösung kleiner Partikel. Zwischen Chromatin und Zellplasma erscheint eine Zone von hellem Kernsaft.

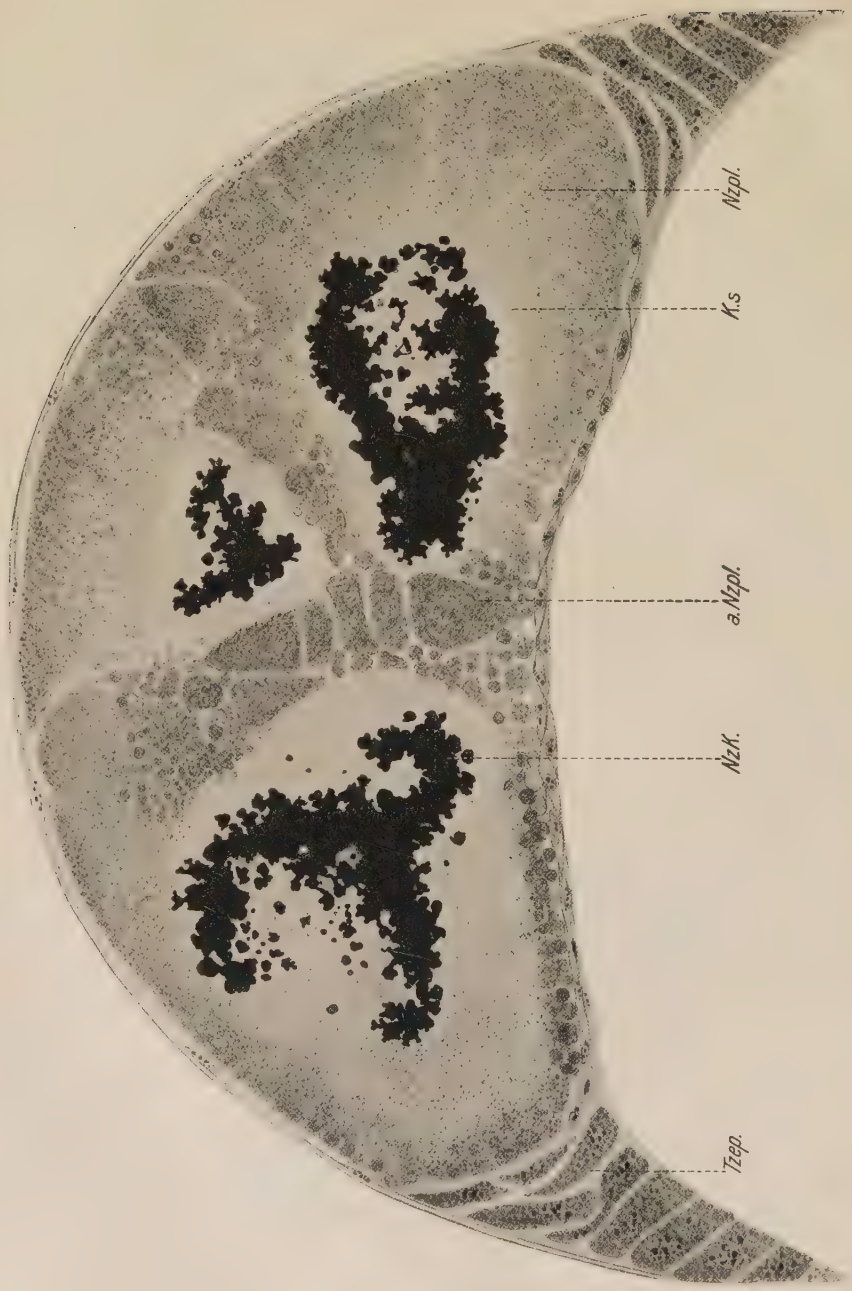

Fig. 18.

Auflösung der Nährzellen. Das Nährzellenplasma beginnt sich in Dottersubstanz umzuwandeln. Die chromatische Substanz hat sich verklumpt und steht kurz vor dem Zerfall in einzelne Klumpen (vgl. Fig. 25). Der Kernsaft selbst erscheint, da er gelöste Chromatinsubstanz enthält, granuliert. Die Zellgrenzen sind verschwunden.

Die eine Eizelle und die zugehörigen Nährzellen sind beim Eindringen in die Follikelzellen im Wachstum begriffen. Auf einem Längsschnitt durch mehrere hintereinander folgende Keimzellengruppen dieser Stadien sieht man, daß rechts und links von jeder Gruppe eine mehrfache Lage von Follikelzellen sich vorfindet (Tafel VI, Fig. 3). Mit fortschreitendem Wachstum nähern sich die Zellen der Keimzellengruppen immer mehr der Umhüllungsmembran der Eiröhre. Zugleich bilden die der Gruppe direkt anliegenden Follikelzellen eine Art Epithel um die Gruppe herum und schließen sich durch eine ausgeschiedene Membran von den anderen Follikelzellen ab. Unter Zurückdrängen der rechts und links gelegenen Follikelzellen nach vor- und rückwärts (Fig. 11 *Fz*1, *Fz*2) wächst ein solches Eifach heran und füllt schließlich die Eiröhre in ihrer Breite aus. Dadurch kommen zwischen die aufeinanderfolgenden Eifächer die seitlich verdrängten Follikelzellen zu liegen, und sie werden zum Teil dazu benutzt, eine Verbindung zwischen den aufeinanderfolgenden Eifächern herzustellen. Die Art und Weise, wie das geschieht, ist recht interessant. Das Plasma der Eizelle stülpt sich in die vorliegenden Follikelzellen hinein, bis es die Nährzellen des vorausgehenden Eifaches erreicht hat, und wie es bei der Eizelle geschah (Tafel VI, Fig. 6), ordnen sich nun auch die dem Plasmaausläufer anliegenden Follikelzellen zu einem Epithel an, dessen Zellen in der Folge sich zu Cylinderzellen umwandeln. Letztere vergrößern sich, berühren sich dann mit den gegenüberliegenden Epithelzellen und schieben sich dadurch ineinander (Tafel VI, Fig. 7). Dieser Vorgang beginnt an den Nährzellen der vorangehenden Gruppe und endet am Follikelepithel der Eizelle, deren vorher ausgestrecktes Plasma nun wieder in die Eizelle zurückgedrängt worden ist. Es entsteht auf diese Weise zwischen den einzelnen Eifächern ein solider Strang aus bindegewebigen quergestellten Zellen. Die Follikelzellen, die zu beiden Seiten des Verbindungsstieles gelegen übrig bleiben, werden während der Wachstumsperiode zur Ernährung der Eifächer aufgebraucht (Tafel VI, Fig. 4—7, *Fz.R.*). Sie bilden, ganz ähnlich den Dotterzellen der Endkammer, unter Schwinden ihres Kernes und Plasmas eine dotterähnliche Nährmasse, die sich jedoch nicht zu kleinen Kügelchen zusammenballt, sondern als breiige Masse in den Zellen liegen bleibt. Man kann verfolgen, wie mit steigendem Wachstum die Eifächer näher aneinanderrücken, und die dazwischen gelegenen dotterhaltigen Zellen allmählich verschwinden. Es bleibt noch übrig, auf den Teil der Follikelzellen genauer einzugehen, welcher sich in Form eines Epithels um die aus Eizelle und Nährzellen bestehende Gruppe legte. Anfangs bilden diese Zellen eine regelmäßige einschichtige Hülle um das Eifach (Tafel VI, Fig. 4 *e.Fzep.*). Dieses Verhalten ändert sich im Verlaufe

der Wachstumsperiode. Das um die Eizelle gelegene Epithel formt seine Zellen zu typischen Cylinderzellen um und gibt dem Wachstum der Eizelle dadurch nach, daß es durch fortgesetzte lebhafte Teilung sich vermehrt (Tafel VI, Fig. 8). Anders verhalten sich die den Nährzellen aufsitzenden Epithelzellen. Hier finden wir keine Teilungen und die erst mehr cylindrischen Zellen gehen in plattenförmige über und bedecken als dünne Membran die vergrößerte Oberfläche des Nährzellenkomplexes (Fig. 13 u. Tafel VI, Fig. 6, 7). Sie bleiben für die Ernährung des Eies funktionslos. Vielleicht könnte man eine Erklärung für die Umwandlung dieser Zellen zu äußerst dünnen Platten darin suchen, daß dadurch die Diffusion der notwendigen Nährstoffe leichter wird, als wie es durch ein regelmäßiges Follikelepithel möglich wäre. Das Follikelepithel selbst hat zunächst nur den Zweck, die Eizelle während ihres Wachstums gegen Einflüsse von außen her zu schützen. Eine Sekretion findet erst am Schlusse der Wachstumsperiode statt, nachdem die Nährzellen ihre Funktion aufgegeben haben. (Tafel VII, Fig. 10 *Fzs.*) Mit zunehmender Auflösung der Nährzellen steigert sich die Substanzabgabe des Follikelepithels und ich will später ausführen, womit dieses Verhalten begründet zu sein scheint. Mit der plötzlichen Größenzunahme der Eizelle, die durch Einverleiben des größten Teiles der aufgelösten Nährzellen bewirkt wird, lockert sich der Verband der Follikelzellen. Es wird bei diesem Vorgang ein großer Teil ihres Plasmakörpers, vermischt mit chromatischen Bestandteilen, von den Follikelzellen an die Eizelle abgegeben. Der Follikel platzt darauf und bleibt als Corpus luteum zurück, welches resorbiert wird.

3) Die äußeren Entwicklungsverhältnisse von Ei- und Nährzellen während der Wachstumsperiode.

Betrachten wir zunächst die Größenverhältnisse. Wir wissen, daß nach beendeter Differenzierung die Ei- und Nährzellen gleich groß sind und dieselbe kegelförmige Gestalt besitzen (Tafel VI, 1, 2). Erst mit der Hofbildung um die Eizelle herum ändert sich dieses Verhalten. Das Plasma der Eizelle setzt sich mit der Peripherie des Hofes in Verbindung, so daß die Peripherie allmählich als Begrenzung der Eizelle angesehen werden muß. Durch fortgesetzte weitere Ausbreitung des Eizellplasmas in das umgebende Bläschen, verliert die Eizelle ihre kegelförmige Gestalt vollständig. Sie geht über in eine halbkugelförmige, welche Form dadurch zustande kommt, daß die Nährzellen wachsen und kappenartig der Eizelle aufsitzen. Durch die Hofbildung erlangt die Eizelle gegenüber der einzelnen Nährzelle einen Größenvorsprung, den die letztere nicht einholt. Die

Bläschenbildung um die Eizelle geht sehr rasch vonstatten, und die Größe des gebildeten Hofes übertrifft in kurzer Zeit die Größe der ganzen Nährzellengruppe (vgl. Tafel VI, Fig. 3). Ei- und Nährzellen werden, wie wir schon sahen, von einem gemeinsamen Follikel umgeben und es entsteht dadurch ein kugeliges Gebilde, das Eifach (Tafel VI, Fig. 4). Durch die schon geschilderte Follikelquerwand wird eine Trennung zwischen der Eizelle und den Nährzellen hergestellt. (Tafel VI, Fig. 4 *Fep.*, Fig. 5 *QuaFz*, *Ez.*, *Nzf.*) Das Eifach zerfällt somit in zwei Abteilungen, die als Nährzellenfach und Eizellenfach bezeichnet werden. Die Größe dieser Fächer zueinander wechselt während der Wachstumsperiode. Anfangs bildet das Nährzellenfach ungefähr ein Drittel des Eifaches und sitzt kappenartig dem Eizellenfach auf. Im weiteren Verlaufe wächst nun das Nährzellenfach und wird größer als das Eizellenfach, so daß jetzt das Verhältnis beider Fächer umgekehrt erscheint. Das Wachstum der Nährzellen erreicht einen Höhepunkt, von welchem ab eine Zunahme der Eizelle eintritt, bis wieder das alte Bild hergestellt ist, und die Nährzellengruppe den kleineren Raum des Eifaches einnimmt. (Tafel VI, Fig. 8, 9.) Die Kerne beider Zellarten machen den Größenwechsel nicht mit. Hier zeigen die Kerne der Nährzellen von Beginn der Differenzierung an ein Wachstum, hinter welchem der Kern der Eizelle zurückbleibt (Tafel VI, Fig. 1—3). Die Kerne der Nährzellen gehen dabei allmählich in eine gelappte Form über. Zugleich mit dieser Formveränderung des Kernes geht eine Umbildung der äußeren Form der Nährzelle vor sich, mit welcher die Kerndeformation in engstem Zusammenhang steht. Ich wurde auf diese Verhältnisse dadurch aufmerksam gemacht, daß die Quer- und Längsschnitte durch die Nährzellengruppen der verschiedensten Eifächer ein regelmäßiges, bei allen Eifächern auffallend ähnliches Bild zeigten (Tafel VII, Fig. 10). Diese Regelmäßigkeit in der Lappung der Kerne muß auf eine andere Art entstanden sein als es bisher dargestellt wurde.

Ich will zunächst etwas näher auf die bisher bestehenden Ansichten über die Bildung der gelappten Kernform der Nährzellen eingehen.

Korschelt[1]) erklärte diese Kernform als amöboide Bewegungen des Kernes. Will (6) führte sie zurück auf eine an der Oberfläche des Kernes sich abspielende Substanzabgabe.

Brauns (32), ein Schüler Wills, schließt sich dieser Ansicht an und schildert eingehend, wie an einigen Stellen des runden Kernbläschens eine Auflösung der Kernmembran eintritt. An diesen Stellen sieht er dann

---

[1]) Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb., Bd. 4. Sept. 1889.

Kern und Plasma ganz allmählich ineinander übergehen, indem die an der Oberfläche gelegenen Chromatinkörner sich aufzulösen beginnen. Dieser Auflösungsprozeß schreitet nach dem Innern des Kernes allmählich fort. Dabei gewinnt die in Auflösung begriffene Kernzone in jeder Beziehung das Aussehen des umgebenden Zellplasmas, so daß die umgemodelte Kernzone zu einem Teile des Plasmaleibes wird, und letztere auf Kosten des Kernes eine Zunahme erfährt.

Nach Brauns wäre also die gelappte Kernform lediglich als ein auf chemischen Umänderungen der chromatischen Substanz beruhendes Gebilde aufzufassen. Ich will dieser Ansicht nicht entgegentreten. Es ist sogar das Wahrscheinliche, daß bei denjenigen Formen, wo nur eine einzige Nährzelle auftritt, — und dieses ist bei der von ihm bearbeiteten *Forficula auricularia* L. der Fall — die Ausbuchtungen auf diesem Wege zustande kommen. Wo jedoch mehrere Nährzellen zu einem Komplex von einem Follikelepithel eingeschlossen vereinigt liegen, sind es andere Faktoren, die die gelappte Kernform bedingen und diese Bildung auf eine ganz bestimmte Weise beeinflussen. Ich konnte feststellen, daß jene in den Kern herein sich erstreckenden Plasmabuchten an ganz bestimmten Stellen auftraten, und zwar bei allen Nährzellen an den gleichen Stellen. Sie liegen stets in der Mitte der begrenzenden Flächen. Da nun die Nährzellen ungefähr von gleicher Größe sind und sich mit ihren Zellgrenzenflächen berühren, so kommt es, daß die Plasmabuchten zweier benachbarter Zellen ziemlich genau nebeneinander zu liegen kommen, und daß der Querschnitt der einen Zelle das Spiegelbild des Querschnittes der benachbarten Zelle zu sein scheint. Nach der Ansicht Brauns müßte an jenen Buchten ein Auflösungsprozeß stattgefunden haben, und es tritt uns die Frage entgegen, ob gerade jene Stellen günstige Auflösungsbedingungen abgeben, oder ob es andere Einflüsse sind, welche jene Ausbuchtungen bedingen. Zur Beantwortung dieser Frage muß ich auf jene Stadien zurückgreifen, auf denen die Nährzellen gleich der Eizelle noch einen runden Kern besitzen. Ursprünglich stellt der Nährzellkern ein von einer Membran umgebenes Bläschen dar. Diese Kernmembran schwindet nach Brauns an den Stellen, an denen die Buchtenbildung vor sich geht. Die nächstliegende Aufgabe mußte darin bestehen, nachzuforschen, auf welchen Stadien die Bildung der Buchten eingeleitet wird, und ob dabei, wie Brauns es findet, die Kernmembran an jenen Stellen einer Auflösung anheimfällt. Es ergab sich hierbei, daß bei meinem Objekt das Letztere nicht der Fall ist, und daß die Einbuchtungen kurz nach der Umhüllung der Eizelle und Nährzellen mit Follikelepithel auftreten (Fig. 18). Mit dem Wachstum der Nährzellen bilden sich die

Buchten immer deutlicher heraus. (Tafel VI, Fig. 6—9.) Parallel mit diesen Vorgängen geht eine Ummodelung der äußeren Form der Nährzellen vor sich, und ich glaube darin den Grund zu dem Übergang des Kernes aus seiner Kugelform in die gelappte Form gefunden zu haben. Die Umformung der Zellen wird bedingt durch die Umhüllung mit Follikelepithel und das Wachstum der Nährzellen. Kurz bevor sich die Follikelzellen zu dem Epithel anordnen, sehen wir, daß das Plasma der Nährzellen um das Kernbläschen, welches anfangs die Basis der kegelförmigen Zelle bildet, in Form einer dünnen Schicht sich herumschiebt. Das Kernbläschen der Nährzellen erscheint gewissermaßen von da an im Plasma untergetaucht (Fig. 11 *Nz.*). Stellen wir uns nun fünf solcher Kegelzellen vor, welche durch ihr Wachstum und infolge ihrer Konvergenz der Kegelspitzen nach einem Punkt hin dicht aneinander gelagert sind (Fig. 13 *B*). Sie werden mit der Eizelle von einem gemeinschaftlichen, zunächst gleichartigen Epithel umgeben. Dieses Epithel läßt in der Folge der Entwicklung jedoch ein getrenntes Verhalten erkennen. Es gibt, soweit es die Eizelle begrenzt, dem Wachstum dieser Zelle dadurch nach, daß es durch lebhafte Zellteilung das begrenzende Zellmaterial vermehrt. Ein gleiches Verhalten vermissen wir an dem Teil des Epithels, welches die Nährzellen umgibt. Die natürliche Folge ist, daß die Nährzellen infolge ihrer Größenzunahme dichter aneinander gedrängt werden und allmählich einen Druck aufeinander gegenseitig auszuüben beginnen. Ebenso wird das Follikelepithel dort, wo es mit der Nährzelle in Berührung steht, einen dem nach außen gerichteten Wachstum entgegengesetzten Gegendruck ausüben. Die Nährzellen dagegen versuchen den verfügbaren Raum auszunützen. Der Kegelmantel wird infolgedessen an jenen Stellen, wo er an die benachbarte Nährzelle anstößt, allmählich eingedrückt werden, und, da dieser Druck von mehreren benachbarten Zellen zu gleicher Zeit ausgeübt wird, entsteht aus dem Kegel eine Pyramide, deren Seitenflächenzahl sich nach der Zahl der anstoßenden Zellen richten wird. Die sphärische Basisbegrenzung bleibt dabei erhalten, da ja die Epithelumhüllung in kugliger Form stattfand. Es wird also ein wachsender Kegel umgewandelt in eine Pyramide von gleichem Inhalt. Es fragt sich nun, ob die dabei auftretenden Druckverhältnisse einen Einfluß auf das im Plasmakegel befindliche kugelige Kernbläschen ausüben können und in welcher Weise sich diese Drucke äußern würden. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß das Plasma der Nährzellen aus einer grobkörnigen Masse besteht, während der Kern mit einem hellen Saft erfüllt ist, Der Druck, der von den Nachbarzellen auf das grobkörnige Zellplasma ausgeübt wird, setzt sich auf den weniger konsistenten Kern fort, wodurch der letztere deformiert wird.

Die Art und Weise, wie dies geschieht, geht aus den schematischen Figuren 15 *A* und *B* hervor. Grau konturiert ist die ursprüngliche, schwarz konturiert die neugebildete Form dargestellt. Diejenige Stelle, an der die Nachbarzelle zuerst anstößt, gibt ungefähr den Mittelpunkt der neugebildeten Begrenzungsfläche ab und da hier der Druck am stärksten wirkt, wird an dieser Stelle das Plasma am tiefsten in den Kern hereingedrückt. So entstehen ganz regelmäßige Bilder, nämlich in der Mitte der Begrenzungsflächen eine Plasmaeinstülpung in den Kernsaft herein und in den Kantenwinkeln eine Kernsaftzunge in das Plasma.

Die Kernmembran bleibt während der ersten Deformationsvorgänge erhalten. Erst allmählich tritt eine Auflösung ein, doch nicht an jenen Plasmabuchten, sondern in dem in die Kanten der Pyramide sich erstreckenden Teile des Kernes, also an den Kernbuchten, dort wo der Kernausläufer zackenartig in das Zellplasma einzudringen beginnt. Die Verzweigung kommt dadurch zustande, daß an jenen Stellen das aufgelöste Chromatin in das Plasma übertritt, und sich dort zu einer äußerlich dem Plasma ähnlichen Nährsubstanz umbildet. Je ältere Eier der Wachstumsperiode vorliegen, umso größer und verzweigter erscheint die Zackenbildung, während die großen Plasmabuchten immer mehr anwachsen, so daß sich die gegenüberliegenden Buchten fast berühren. Dadurch entstehen die abenteuerlichsten Kernformen. Oft scheint eine Zelle mehrere Kerne zu besitzen, die untereinander durch einen dünnen Verbindungsstrang zusammenhängen, ganz ähnlich einer Gruppe von Ganglienzellen.

Zugleich mit der Vergrößerung der Nährzellen tritt jene bereits erwähnte Umwandlung der sie begrenzenden Follikelzellen zu einem plattenartigen Epithel ein. Dieses umgibt als eine dünne Membran die Nährzellen und verhindert eine weitere Ausbreitung derselben nach dem Plattenepithel hin. Nach dem Eizellenfach zu liegt die schon geschilderte trennende Scheidewand, die sich ebenfalls aus Follikelzellen zusammensetzt. Nur an der Stelle, an welcher die Nährzellen mit der Eizelle in Verbindung stehen, ist die Möglichkeit einer weiteren Ausbreitung gegeben. Sie wird von diesem Moment ab benützt, d. h. die Nährzelle beginnt zu secernieren. (Tafel VI, Fig. 8, 9.) Wir sehen, wie von diesem Stadium ab von jener Verbindungsstelle aus, die zugleich die gemeinsame Vereinigungsstelle der Nährzellen darstellt, eine »Körnchenstraße« — wie Korschelt es bezeichnet — in die Eizelle sich hineinzuziehen beginnt.

Dadurch, daß die Follikelzellen die Nährzellengruppe umgeben und das Wachstum dieser Zellen einschränken, ist ein Mechanismus geschaffen,

der von selbst in Tätigkeit tritt. Die Anordnung der einzelnen Teile dieses Mechanismus ist eine höchst zweckmäßige und in ihrer Anlage bereits auf die kommende Funktion vorbereitete. Jedem einzelnen Teil, d. h. jeder Nährzelle, ist durch ihre mit den anderen Nährzellen konvergierende Anlage die Möglichkeit gegeben, sich in demselben Maße zu entwickeln, wie die Nachbarzellen. Der vorhandene Platz wird dabei auf das günstigste ausgenützt. Die Eizelle, der dieser Nährstoff bereitende Apparat aufsitzt, nimmt die gelieferte Dottersubstanz auf. Dieses wird dadurch ermöglicht, daß das Follikelepithel, welches sie umgibt, durch Teilungen sein Zellmaterial lebhaft vermehrt und dem schnellen Wachstum der Eizelle nachgibt. Die Abgabe von Nährstoffen wird also zum Teil durch mechanische Einflüsse bedingt, indem der vom Kern gelieferte Nährstoff in die Eizelle hereingepreßt wird. Man kann das auch daraus ersehen, daß sich die Körnchenstraße oft bis über die Mitte der Eizelle in gerader Linie wie ein Strahl hinzieht und erst dann sich verbreitert und im Dotter verliert. Die Art und Weise aber, wie dieses an das Ei abgegebene Nährmaterial produziert wird, soll uns im folgenden Kapitel näher beschäftigen.

4) Die Funktion und Degeneration der Nährzelle.

Über die Funktion der Nährzellen ist bereits in mehreren Arbeiten berichtet worden. Die zuletzt über dieses Thema erschienene Arbeit ist die bereits erwähnte Abhandlung von Friedrich Brauns (32). Er gibt über die bisher gewonnenen Resultate eine Übersicht in dem Kapitel: »Die Tätigkeit der Nährzelle und ihre Bedeutung für das wachsende Ei«. Auf sie möchte ich hier verweisen, und ich will davon nur das von ihm bestätigte Ergebnis der bisher geführten Untersuchungen mit seinen Worten anführen: »Während der ganzen Zeit der sezernierenden Tätigkeit der Nährzellen ist der Kern derselben mit Tetraden erfüllt; diese lagern sich an der Oberfläche des Kernes und teilen sich hier so, daß die eine Hälfte derselben in das Plasma übertritt, während die andere im Kern zurückbleibt. Da dieser Vorgang sich andauernd wiederholt, wird das Plasma mit Kernsubstanz mehr und mehr angefüllt, welche sich nachträglich zu Nährsubstanz umwandelt. Der Kern der Nährzellen gibt also in diesem Falle kontinuierlich Chromatinsubstanz an das Plasma in Gestalt von Chromidien ab.«

Wie Brauns in dieser Arbeit betont, ist er in bezug auf die Form der Chromatinabgabe zu anderen Resultaten gekommen als Giardina und Günthert. Das Wesentliche jedoch, die physiologische Funktion, die in der Chromatinabgabe von seiten des Kernes besteht, kann er nur be-

stätigen. Ich kann mich diesen Resultaten Brauns insofern anschließen, als auch bei *Deilephila euphorbiae* die Nährzellen auf Kosten des Chromatins ihrer Kerne die Nährsubstanzproduktion bewerkstelligen. Die Art der Chromatinvermehrung und Abgabe weicht von der von Brauns beschriebenen Form ab, und wir wollen uns im Folgenden mit den Vorgängen beschäftigen, die im Kern der Nährzellen von *Deilephila euphorbiae* zur Bildung der Nährstoffe führen.

Den Zeitpunkt der Nährsubstanzabgabe von seiten der Nährzelle an die Eizelle habe ich bereits angegeben. Er stimmt nicht mit dem Beginn der Vorgänge im Kerne der Nährzelle überein. Diese setzten bereits vorher ein, wobei das aus dem aufgelösten Chromatin gelieferte Nährmaterial zunächst zum Aufbau der Pyramidenzelle verwendet wird. Erst wenn das Nährzellenfach vollkommen ausgefüllt ist, sucht sich die gelieferte Nährsubstanz einen Ausweg. Auf diesem Stadium ist das Nährzellenplasma bereits reichlich von gelöster chromatischer Substanz durchsetzt. Abgesehen von den im Kern wahrnehmbaren Vorgängen läßt sich dieses äußerlich an der Färbbarkeit des Plasmas bereits erkennen. Es nimmt bei der Färbung mit Kernfarbe letztere zum Teil an. Als günstig für diese Untersuchung wurde das Heidenhainsche Hämatoxylin als Kernfarbe und Orange-G als Plasmafarbe angewendet. Hierbei erweist es sich, daß das gelbgefärbte Plasma der Nährzellen durchsetzt ist mit teilweise aufgelösten Chromatinpartikelchen, welche je nach dem Grade der Auflösung sich schwächer oder stärker färben. Natürlicherweise sind die dem Kerne zunächstliegenden Körnchen am stärksten tingiert. Sie unterscheiden sich oft kaum von den im Kern befindlichen Chromatinteilchen. Die Vorbereitungen zu dem Prozeß der Chromatinabgabe selbst haben wir schon kennen gelernt. Sie beginnen kurz nach der Differenzierung und sie bestehen darin, daß die beiden Nucleoli der Nährzellen durch hintereinander erfolgende Teilungen in eine Anzahl dyadenähnlicher Gebilde zerlegt werden (Taf. VI, Fig. 1—3). Letztere blieben anfangs an ihrem Entstehungsort, also an der Stelle, wo die Nucleoli lagen, zusammengeschart liegen. Erst nach einiger Zeit verstreuen sie sich über den ganzen Kern hin. Im weiteren Verlauf zerlegen sich nun diese Dyaden in eine Anzahl kugelförmiger Körper, die im Kern, so wie Fig. 19 es zeigt, sich verteilen. Diese verhältnismäßig großen Chromatinkugeln zerfallen in eine Menge kleinerer Körner (Fig. 20). Von diesen tritt der eine Teil, der an der Peripherie des Kernes liegt, direkt in das Zellplasma über und wird dort langsam aufgelöst. Der im Innern des Kernes gelegene Teil der Körner zerfällt jedoch nochmals (Fig. 21). Auf diese Weise erscheint der Kern durchsetzt von feinsten Partikelchen, die im Kerngerüst suspendiert

allmählich zur Größe der kleineren Körner heranwachsen, um wiederum jene kleinsten Partikelchen zu liefern (Fig. 22, 23). Die an der Kernoberfläche gelegenen Chromatinteilchen gehen während dieses Prozesses andauernd in das Plasma über. Dadurch kommt eine ständige Chromatin-

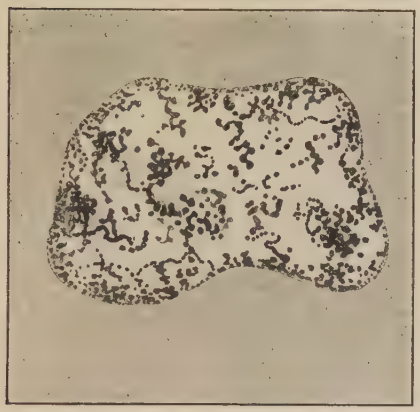

Fig. 19.

Erster Zerfall der Nucleolen in größere Körner.

Fig. 20.

Zerfall dieser Körner in kleinere Körner.

Fig. 21.

Zerfall der Körner in kleine Partikel.

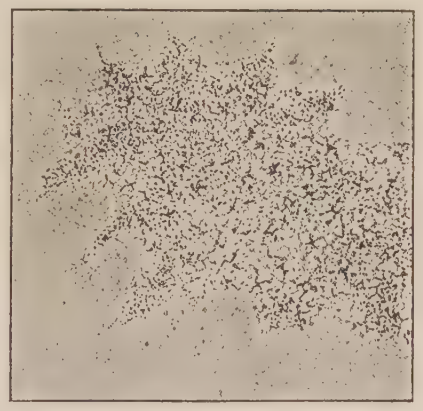

Fig. 22.

Übergang dieser Partikel ins Plasma.

vermehrung und Chromatinabgabe zustande, die bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium anhält. Die Eizelle nimmt während dieses Vorganges bedeutend an Größe zu und übertrifft sehr bald den Nährzellenkomplex. Es scheint nun, als ob hierauf das Plasma der Nährzellen nicht

mehr fähig sei, den bisher geleisteten Auflösungsprozeß des Chromatins auszuüben. Es ist gewissermaßen mit chromatischer Substanz gesättigt und die vom Kern in das Plasma übertretenden Chromatinpartikel bleiben ungelöst im Plasma liegen (Taf. VI, Fig. 9). Bald finden sich derartige Körnchen selbst in jener in die Eizelle verlaufenden Körnchenstraße vor. Zugleich mit dieser Erscheinung tritt eine Verklumpung der im Nährzellenkern noch vorhandenen Chromatinkörner auf, und es setzt damit ein Stillstand der Chromatinabgabe an das Plasma ein (Fig. 24). Dieser Moment in der Entwicklung bedeutet für die Nährzellen den Beginn ihrer Degeneration. Diese geht von jetzt ab mit außerordentlicher Schnelligkeit vor sich. Zunächst schwindet die Körnchenstraße in der Eizelle. Sie wird zu dotterhaltigem Eiplasma umgewandelt, und das Umgekehrte des vorhergehenden Prozesses tritt ein, indem von der Eizelle aus ein Teil des Dotters in die Nährzellen einwandert (Taf. VII, Fig. 10). Weiterhin beginnen sich an den Zellgrenzen der Nährzellen kleine Bläschen zu bilden, und die Zellgrenzen selbst verschwinden langsam. Die Plasmamasse der einzelnen Nährzellen zerfällt von außen nach innen zu allmählich in einzelne größere Stücke, die immer mehr ein dotterartiges Aussehen annehmen. Diese wieder bilden eine Menge kleiner Dotterkügelchen, so daß die einzelnen Nährzellen bald nur noch nach der Lage ihres Kernes erkennbar sind (Fig. 18). Der Kern hat während dieser Vorgänge ebenfalls sein Aussehen vollkommen geändert. Wir sahen, wie sich die einzelnen Chromatinkörner zu einzelnen Klümpchen zusammenballten. Diese rücken von der Peripherie ab und sammeln sich in der Mitte des Kernes (Fig. 18, 25, 26). Auf diese Weise tritt zwischen das Plasma der Zelle und die chromatische Substanz des Kernes eine helle Zone aus Kernsaft. Nur vereinzelte Chromatin-Partikelchen bleiben in dieser Zone zurück und lösen sich in ihr allmählich auf. Sie erscheinen dann im Kernsaft als gelbliche dotterähnliche Klumpen, die zerfallen und dadurch den Kernsaft granuliert erscheinen lassen. Die übrige Chromatinmasse hat sich inzwischen in der Mitte des Kernes vereinigt. Sie liegt der verzweigten Form der Kernes entsprechend als ein mit kleinen Auswüchsen versehener Klumpen in dem Kernsaft (Fig. 18, 16). Diese kleinen Auswüchse schwinden ebenfalls, und die anfangs zusammenhängende Masse zerfällt in einzelne ovale Klumpen von verschiedenster Größe. (Fig. 16 und Tafel VII, Fig. 11.) Die ovalen Gebilde formen sich zu Kugeln um, und als solche fallen sie der Auflösung anheim; teils werden sie bereits im Nährzellenfach, teils erst in der Eizelle aufgelöst. Es bildet sich um diese Kugeln ein dunkler Hof, der aus derselben dotterähnlichen Masse besteht, welche die vorher schon erwähnten kleinen Chromatin-

partikelchen bei ihrer Auflösung lieferten. Zugleich mit dieser Hofbildung treten in den Chromatinkugeln blasige Strukturen auf, die ganz den Eindruck einer Quellung hervorrufen, ein Zeichen, daß mit diesem Prozeß

Fig. 23.

Heranwachsen dieser Partikel mit beginn. Verklumpung.

Fig. 24.

Zunehmende Verklumpung der Chromatinkörner.

Fig. 25.

Vollständige Verklumpung der Chromatinkörner.

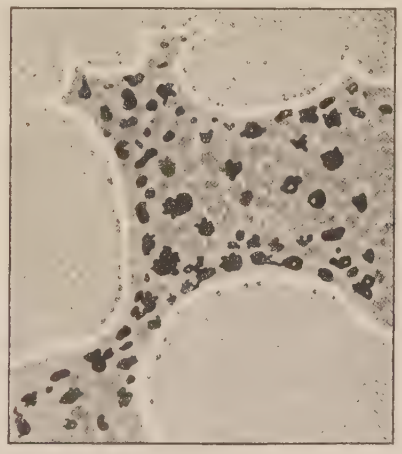

Fig. 26.

Teilweise Lösung und beginn. Lösung des Chromatins.

eine direkte Auflösung des Chromatins eintritt. (Tafel VII. Fig. 14.) In diesem Zustand gelangen die Kugeln in das Plasma der Eizelle. (Tafel VII, Fig. 12, 13.) Sie werden immer heller und blasiger, bis sie schließlich zu

Nährsubstanz umgewandelt im Dotter der Eizelle verschwinden. Mit dem Chromatin geht zugleich auch der größte Teil des zu Dotter umgewandelten Plasmas der Nährzellen in die Eizelle über. Nur ein ganz geringer Teil des Nährzellplasmas geht später beim Platzen des Follikels als Corpus luteum mit zugrunde. Wir finden am Schlusse des Auflösungsprozesses die einzelnen aus den Nährzellen stammenden Substanzmassen zunächst noch kenntlich in der Eizelle vor.

Es fragt sich nun, auf welche Weise der Inhalt des Nährzellenfaches in das Eizellenfach gelangt. Verfolgt man diesen Vorgang auf den Schnittserien mehrerer hintereinander folgender Eifächer dieser Stadien, so gewinnt man den Eindruck, als ob der Inhalt des Nährzellenfaches durch die dabei gewaltsam erweiterte Öffnung der quergespannten Follikelzellwand hineingepreßt würde. Meiner Ansicht nach steht dieser Vorgang in Verbindung mit der Sekretion des Follikelepithels, welches die Eizelle umgibt. Dieses fängt mit beginnender Degeneration an zu sezernieren und es bildet sich vor ihnen eine Schicht von feinsten sezernierten Kügelchen. Letztere liegen demnach an der Peripherie des Dotters der Eizelle und dringen von da aus durch die gelockerten Zellen der quergespannten Follikelwand. Sie umgeben auf diesem Wege schließlich auch das Nährzellenfach, und die nachdringende, weiterhin von den Follikelzellen gelieferte Substanz, drückt den Inhalt des Nährzellenfaches in das Eizellenfach. Dadurch erfährt das Volumen der Eizelle eine enorme plötzlich auftretende Zunahme. Die die Eizelle umkleidenden Follikelzellen vermögen diesen Anforderungen nicht zu entsprechen. Ihr Verband lockert sich zusehends (Tafel VII, Fig. 11), während dieses Vorganges, und schließlich wird die Hülle aus Follikelepithel gesprengt. Damit verläßt das Ei die Eiröhre und tritt in den leitenden Apparat, den Eiröhrenstiel ein. Fast momentan bildet sich während dieses Austritts aus dem Follikelepithel und dem Übertritt in den Eiröhrenstiel ein Chorion um das Ei. Die vorher noch einzeln kenntlichen dotterähnlichen Substanzmassen bilden sich zu einer homogenen Dottermasse um, die das Ei bis zur Befruchtung beibehält. Wie bereits erwähnt wurde, findet der Auflösungsprozeß der Nährzellen kurz vor dem Eintritt des Eies in den Eiröhrenstiel statt und geht außerordentlich schnell vor sich. Wir finden ungefähr auf dem achten Eifach, welches vor dem Eiröhrenstiel liegt, die Nährzelle noch in Funktion; auf dem sechsten Eifach ist sie bereits im Beginn der Auflösung, die von da rapide fortschreitet und mit dem Eintritt in den Eiröhrenstiel beendet ist.

Ich will am Schluß dieser Betrachtungen über Funktion und Degeneration der Nährzelle die Beobachtungen Brauns an *Forficula auricu-*

laria L. anführen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den von mir eben geschilderten Vorgängen aufweisen. Brauns konnte zunächst eine Chromatinvermehrung durch Dyaden-, Tetraden- und Polyadenbildung mit einer von diesen Bildungen ausgehenden Chromatinabgabe an das Nährzellenplasma feststellen.

An Stelle dieser Art der Chromatinvermehrung tritt bei *Deilephila euphorbiae* ein Zerfall der Chromatinkörner auf mit darauf folgendem Anwachsen der Zerfallprodukte. Zugleich mit diesen Vorgängen findet an der Peripherie des Kernes eine Chromatinabgabe statt. Eine Dyaden- oder Tetradenform der einzelnen Partikel konnte ich dabei nicht beobachten. Im Nährzellkern von *Forficula* findet sich darauf eine Verklumpung der Polyaden mit folgender teilweiser Zersetzung der Chromatinfiguren, wobei es sich nicht um eine Abgabe geformter Massen, sondern um eine teilweise Lösung des Chromatins handelt. Entsprechend diesen Vorgängen finden wir bei *Deilephila euphorbiae* ebenfalls eine Verklumpung des Chromatins mit folgender Auflösung. Letztere ist bei *Deilephila euphorbiae* jedoch eine vollständige und die Sekretion der Nährzelle ist hier mit dem Beginn dieser Verklumpung für immer beendet.

Bei *Forficula* bleibt als ein Rest jeder nur teilweise gelösten Chromatinfigur ein einheitlicher, meist rundlicher oder ovaler Körper von blasser Farbe zurück. Nach kurzem Ruhestadium beginnen die Nährzellenkerne ihre sezernierende Tätigkeit von neuem. Die Chromatinabgabe findet aber von jetzt ab in Form von Körnern statt, die sich von den großen hellen Ballen ablösen, oder es zerfällt ein ganzer solcher Ballen in einen Haufen kleinster Chromatinkörnchen. Diese am Schluß von Brauns beobachtete Chromatinabgabe weist eine auffallende Ähnlichkeit mit der Art der Chromatinvermehrung und Abgabe bei *Deilephila euphorbiae* auf, welche ja ebenfalls in Körnerbildung und einem Zerfall derselben in kleinste Partikel bestand.

Die physiologische Funktion der Nährzellen ist jedoch bei *Forficula auricularia* und bei *Deilephila euphorbiae* die gleiche. In beiden Fällen handelt es sich um eine Abgabe von Chromatin, also um Vorgänge, welche sich am Kerne der Zellen abspielen.

Wenn wir diese ganze Periode, auf denen wir die Nährzellen vorfinden, überschauen, so sehen wir, daß die Wachstumsperiode einen fortlaufenden Dotterbildungsprozeß darstellt. Der Dotter, welcher dabei gebildet wird, kommt lediglich der Eizelle zugute, und diese erreicht dadurch eine enorme Größe, ohne daß sich der Eikern an diesem Wachstum betätigt.

5) Die Eizelle.

Die Eizelle wurde zum ersten Male als solche dadurch kenntlich, daß ihre Nucleolen zunächst nicht in jene Teilung eintraten, wie die zugehörigen Nährzellen es bereits erkennen ließen. Ein weiteres Merkmal bestand darin, daß sich die im Kerne dieser Zelle befindlichen Fäden nicht in dem Maße kontrahierten, wie es entsprechend in den zugehörigen Nährzellen der Fall war. Die Fäden blieben vielmehr als verdickte Schleifen im Kern erhalten und gelangten erst später zur Auflösung. Die Art und Weise der Auflösung war ebenfalls eine andere als die der entsprechenden Gebilde in den Nährzellkernen. Die chromatischen Vorgänge, die sich weiterhin noch an dem Eizellkern abspielen, sind recht unbedeutender Natur. Die beiden Nucleoli zerfallen erst viel später, als dies in den zugehörigen Nährzellen zu beobachten ist, in mehrere Teilstücke. Als solche bleiben sie jedoch im Kern gesammelt liegen und verschmelzen miteinander zu einer Kette, die sich zu einem Knäuel verwickelt. (Tafel VI, Fig. 3.) Im späteren Verlaufe trennt sich der Knäuel in einzelne Nucleoli, von denen weitere zwei durch ihre besondere Größe sich von den anderen auszeichnen. In den jüngeren Eizellkernen gelangten öfters große Nebenkeimflecke zur Beobachtung. Eine Abgabe von trophochromatischen Substanzen von seiten des Eizellkernes direkt an das Eizellplasma in Form von peripheren Zonen, wie Brauns (32) es beobachtet, oder in Form von trophochromatischen Karyomeriten, wie Buchner (33) es bei der Bildung des Insekteneies beschreibt, konnte ich nicht wahrnehmen. Der Kern der Eizelle bleibt an Größe und Chromatingehalt ungeändert während der ganzen Wachstumsperiode erhalten. Wie es schon oft beobachtet wurde, verläßt mit Beginn der Sekretion der Nährzellen das Keimbläschen seinen ursprünglichen in der Mitte der Eizelle gelegenen Platz. Es findet sich in dem Winkel, der von dem Epithel der Eizelle und von der Scheidewand gebildet wird, vor. (Tafel VI, Fig. 4—6.) Hierher gelangt es auf mechanischem Wege, indem es von den in die Eizelle sezernierten Nährsubstanzmassen beiseite gedrängt wird. Was das Wachstum des Plasmakörpers und die äußere Form der Eizelle anbetrifft, so haben wir bereits im Vorhergehenden einiges darüber erfahren. Ursprünglich war die Form der Eizelle kegelförmig, an Größe und Gestalt ganz entsprechend der Nährzelle. (Tafel VI, Fig. 1.) Mit beginnender Differenzierung jedoch ging diese Form verloren, indem sich um die Eizelle ein bläschenförmiger Hof bildete, in welchem sich das Plasma der Eizelle auszubreiten begann. Damit gewann die Eizelle an Größe und übertraf die Nährzellen, trotzdem diese ebenfalls wuchsen. Die Form der Eizelle wurde dadurch für kurze Zeit eine fast

kugelige. Durch die Umhüllung von Ei- und Nährzellkomplex zum Eifach durch die Follikelzellen wurde die kugelige Form der Eizelle in eine halbkugelförmige umgewandelt, da die wachsende Nährzellgruppe sich der Eizelle kappenartig aufsetzte. (Tafel VI, Fig. 4.) Die Größenzunahme des Nährzellenfachs übersteigt von diesem Zeitpunkt an die des Eies, welches weit an Größe hinter der Nährzellengruppe zurückbleibt. Mit der beginnenden Sekretion der Nährzellen nimmt darauf das Volumen der Eizelle wieder rapide zu. Dies geht solange vor sich, bis die Nährzellgruppe ungefähr nur noch ein Drittel des gesamten Eifachvolumens beträgt. Darauf beginnt die Auflösung der Nährzellen mit folgendem Übertritt des Eies in den Leitungsapparat. Während dieses letzten kurzen Entwicklungsabschnittes nimmt die Eizelle ganz plötzlich um das 3- bis 4-fache ihres Volumens zu. Diese Zunahme läßt sich nur damit erklären, daß von außen her gelöste Stoffe und Wasser in die Eizelle eindringen. Die Möglichkeit ist in dem gelockerten Follikelepithel der Eizelle gegeben. Das zu Kugeln geballte Nährzellenchromatin löst sich während dieses Vorganges vollkommen auf und geht in Dottersubstanz über. Die Eizelle erlangt dadurch, daß die Nährzellen sich auflösen und in die Eizelle übergehen, ein ungefähr ovales Aussehen. Darauf platzt der Follikel. Er bleibt mit einem geringen Rest der Nährzellen zurück, und das mit einem dünnen Chorion umgebene Ei nimmt von da an eine mehr rundliche Gestalt an. Von diesem Moment ab behält das Ei diese Größe und Form. Am Kern lassen sich bis zur Befruchtung keine weiteren Veränderungen wahrnehmen. Die Eibildung ist somit auf diesem Stadium beendet.

Am Schlusse dieser Darstellungen will ich noch erwähnen, daß ich in zwei Fällen auf Doppelbildungen von Eiern gestoßen bin. In dem einen Falle waren zwei Eizellen mit nur einer Nährzellengruppe in ein gemeinsames Follikelepithel eingeschlossen. In diesem Falle lagen die Nährzellgruppe keilartig zwischen die beiden Eizellen eingeschoben. In dem anderen Falle fehlten die Nährzellen überhaupt. Beide Eizellen waren nur von einem cylindrischen Follikelepithel umgeben und standen durch ihr Plasma in Verbindung.

Zusammenfassung.

1) Die äußere Hülle des Eierstockes von *Deilephila euphorbiae* bleibt auch im Imaginalstadium erhalten. In ihr finden wir die vier Endkammern vereinigt. Infolge dieser Einrichtung fehlen die gewöhnlich bei den Lepidopteren zur Befestigung der Eiröhren dienenden Endfäden.

2) Die innere Hülle entsteht während der ersten Raupenperiode, teilt die Eiröhrenstielanlage in vier Fächer und liefert die Peritonealhülle der Eiröhren.

3) Unter den Zellen der Eiröhrenstielanlage tritt eine vollkommene Trennung in zwei Zellarten ein. Der eine Teil der Zellen liefert den Eiröhrenstiel, der andere Teil die Follikelzellen.

4) Die Follikelzellen finden auf eine vierfache Art Verwendung:

a) als Dotterzellen in der Differenzierungszone,

b) als Follikelepithel der Eifächer,

c) als Bildner der Verbindungsstiele,

d) als Nahrung für die Eifächer in der Wachstumsperiode.

5) Aus den Keimzellen gehen die Apicalzelle, die Eizellen und die Nährzellen hervor.

Die Apicalzelle besitzt zunächst die Form einer Keimzelle. Diese Gestalt verliert sie dadurch, daß das wachsende Keimmaterial sie dicht an die Hüllmembran herandrängt. Ihr Plasma gleitet infolgedessen an der Hüllmembran entlang, wodurch eine sichelförmige Gestalt zustande kommt. In der Imago fällt die Apicalzelle der Degeneration anheim.

6) Die Oogonienteilungen finden während der ersten vier Raupenperioden statt und liefern die Oocyten, die auf der fünften Raupenperiode im Ruhestadium verharren. Erst in der Puppe beginnen die Oocytenteilungen. Hierbei wird das Chromatin in gleicher Weise verteilt, ein Verhalten, welches mit der von Brauns an *Forficula auricularia* angestellten Beobachtung übereinstimmt, im Gegensatz jedoch zu den von Günthert und Giardina an den Dytisciden vorgefundenen Verhältnissen steht.

7) Sogleich nach der Oocytenteilung treten alle Keimzellen in das Synapsisstadium ein. Erst nach diesem Stadium tritt der verschiedene Charakter der Keimzellen zutage. Er äußert sich darin, daß die Nucleolen der Nährzellen durch fortwährende Teilungen neues Chromatin liefern, das zu Nährsubstanz gelöst in das Plasma der Eizelle übergeht. Die Nucleolen des Eizellkernes bleiben von da an unverbraucht erhalten. Nur während des Synapsisstadiums findet eine Abscheidung von Trophochromatin statt. Im Gegensatz zu dieser Entwicklung sind bei *Forficula auricularia* Ei- und Nährzellen bereits nach der Oocytenteilung vollkommen ihrem Charakter nach geschieden, indem hier nur die Nährzellen das Synapsisstadium durchlaufen.

8) Die Art der Entstehung der Nährzellen von *Deilephila euphorbiae* stellt eine Kombination der von Günthert und Brauns beobachteten Nährzellenbildungen bei den Insekten dar, indem bei *Deilephila euphorbiae*

vier Nährzellen als Tochterelemente der Oogonien und eine Nährzelle als Schwesterzelle der Oocyte entsteht.

9) Die Form der Eizellen und Nährzellen ist anfangs ein Kegel, wird jedoch im Laufe der Wachstumsperiode geändert. Aus der kegelförmigen Eizelle wird eine Kugel und aus dem Kegel der Nährzelle wird ein pyramidenähnliches Gebilde.

10) Die sezernierende Funktion der Nährzelle beruht darauf, daß die Nucleolen des Nährzellkernes durch multiplen Zerfall in kleinere Partikelchen zerlegt werden, von denen der an der Peripherie des Kernes gelegene Teil in das Plasma übergeht, wo er zu einer plasmaähnlichen Substanz verwandelt wird und von da in die Eizelle gelangt. Dieser Prozeß geht eine Zeitlang vonstatten. Die Degeneration der Nährzellen wird eingeleitet durch eine Verklumpung des Chromatins. Sie endet mit einer vollkommenen Auflösung des Plasmas und Chromatins in der Eizelle zu Dotter für das wachsende Ei.

Die Arbeit wurde unter der Leitung meines vor kurzem so plötzlich verstorbenen, von mir hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. C. Chun im Laboratorium des Zoolog. Institutes der Universität Leipzig ausgeführt.

Es sei mir gestattet, für die mir stets zuteil gewordene liebenswürdige Unterstützung und für das mir in reichem Maße bewiesene Wohlwollen an dieser Stelle des Verstorbenen dankend zu gedenken.

Auch den Herren Prof. Dr. Woltereck und Dr. Steche bin ich für das der Arbeit entgegengebrachte Interesse zu herzlichem Dank verpflichtet.

Literatur.

1) 1864. Claus, C., Beobachtungen über die Bildung der Insekteneier. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 14.
2) 1867. Bessels, Studien über die Entstehung der Sexualdrüsen bei Lepidopteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 17.
3) 1885. Brandt, A., Die Ernährung und das Wachstum des Dotters im Insektenei. Zool. Anz. Jhrg. 8.
4) 1885. Korschelt, E., Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. Zool. Anz. 79, 8.
5) 1886. Korschelt, E., Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 43.
6) 1886. Will, L., Oogenetische Studien (Colymbetes). Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 43.
7) 1887. Korschelt, E., Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 45.
8) 1888. Leydig, F., Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustand. Zool. Jahrbuch. Bd. 3. Anat.

9) 1892. Korschelt, E. und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Jena.
10) 1892. Heymons, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 53.
11) 1892. Häcker, V., Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikrosk. Anat. 5. Bd.
12) 1895. Häcker, V., Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikrosk. Anat. 45. Bd.
13) 1896. Driesch, H., Beobachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd.
14) 1897. v. la Valette St. George, Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikrosk. Anat. 50.
15) 1898. Woltereck, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 64.
16) 1900. Paulcke, W., Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrbch. Abt. Anat. Bd. 14.
17) 1901. Gross, J., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 69.
18) 1901. Giardina, A., Origine dell'oocyte e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. 18.
19) 1902. Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. I. Heft. Jena.
20) 1902. Tönniges, C., Beiträge zur Spermatogenese und Ovogenese der Myriapoden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.
21) 1902. Bergmann, W., Eibildung bei den Anneliden und Cephalopoden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 73.
22) 1903. Gross, J., Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jhrbch. Anat. Abt. Bd. 18.
23) 1903. Grünberg, K., Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien von Lepidopteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 74.
24) 1904. Boveri Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.
25) 1904. Mollison, Th., Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels im Ovarium von Melolontha vulgaris. Ztschr. f. wiss. Zool. 77.
26) 1907. Marshall, Wm. S., Contributions towards the Embryology and Anatomy of Polistes pallipes. II. The early history of the cellular elements of the Ovary. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 86.
27) 1908. Moroff, Th., Oogenetische Studien. Archiv f. Zellforschung. Bd. 2.
28) 1909. Buchner, P., Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Oogenese. (Oogenese von Gryllus.) Arch. f. Zellforschung. Bd. 3.
29) 1909. Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Erster Beitrag. Jena.
30) 1909. Debaisieux, P., Les débuts de l'ovogénèse dans le Dytiscus marginalis. La Cellule. T. 25.
31) 1910. Günthert, Th., Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrbch. Abt. f. Anat. Bd. 30.
32) 1912. Brauns, Fr., Die Entstehung der Nährzelle und Bedeutung derselben für das wachsende Ei bei Forficula auricularia L. Sitzungsber. u. Abhandlung der naturforsch. Gesellschaft zu Rostock. Bd. 4. Neue Folge.

33) 1913. Buchner, P., Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre. Biol. Zentralbl. Bd. 33. Nr. 9.
34) 1913. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. III. Bd. Jena. Verl. von G. Fischer.
35) Röpke, W., Anatomische Untersuchungen an Standfußschen Lepidopterenbastarden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 44.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

a.Chr. = in Auflösung begriffenes Chromatin.
A.d.Est. = Anlage des Eiröhrenstieles.
a.H. = äußere Hülle.
A.Kl.Chrp. = Auflösung kleiner Chromatinpartikel.
A.Nzpl. = in Auflösung zu Dotter begriffenes Nährzellenplasma.
A.OOg. = in Auflösung begriffene Oogonien.
Apz. = Apicalzelle.
B.c. = Bursa copulatrix.
B.d.S. = Beginn des Synapsisstadiums.
B.d.Vbst. = Bildung der Verbindungsstelle.
Chr. = Chromatin.
c.Fzep. = Cylindrisches Follikelepithel.
Dz. = Dotterzelle.
DK. = Dotterkügelchen.
Drs. = Drüsenschlauch des Receptaculum seminis.
e.Fzep. = einschichtiges gleichartiges Follikelepithel.
EK. = Endkammer.
Ep. = Epithelzellen.
Er. = Eiröhre.
Est. = Eiröhrenstiel.
EstK. = Eiröhrenkelch.
Ez. = Eizelle.
Ezf. = Eizellenfach.
Fz. = Follikelzellen.
Fzep. = Follikelzellenepithel.
FzR. = Follikelzellenrest.
FzS. = Follikelzellensecret.
Hm. = Hüllmembran.
i.H. = innere Hülle.
i. Z. = indifferentes Zellmaterial.
Kbl. = Keimbläschen.
Kdr. = Kittdrüsen.
k.K. = kleinere Kerne.
Ks. = Kernsaft.
Kstr. = Körnchenstraße.
Kz. = Keimzellen.
L. = Lumen.
m.Fzep. = membranös umgewandeltes Follikelepithel.
Nz. = Nährzelle.
Nzf. = Nährzellenfach.
NzK. = Nährzellenkern.
Nzpl. = Nährzellenplasma.
Ob. = Ostium bursae.
Od. = paariger Ovidukt.
Odc. = unpaarer Ovidukt.
Oog. = Oogonie.
Plf. = Plasmafortsatz der Apicalzelle.
Qu.a.Fz. = Querwand aus Follikelzellen.
Rs. = Receptaculum seminis.
S. = Synapsisstadium.
V. = Vagina.
Vs. = Vestibulum.
Vbst. = Verbindungsstiel.

Figurenerklärung

(auch für Tafeln VI und VII).

Die schematischen Figuren wurden ihren Größenverhältnissen entsprechend dargestellt. Alle histologischen Figuren wurden unter Benutzung eines Zeichenapparates dargestellt.

Das Embryonalstadium und die fünf Raupenperioden.

Textfig. 1. Sagittalschnitt durch die Keimzellenanlage eines 2 Tage vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 510. — Unter den Keimzellen liegen kleinere, ihres Ursprungs unbekannt gebliebene Kerne (*K.K.*).

Textfig. 2. Sagittalschnitt durch die Keimdrüse eines kurz vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 510. Um die Keimzellenanlage hat sich eine äußere Hülle (*a.H.*) gebildet. Die Apicalzellen lassen sich noch nicht auffinden.

Textfig. 3. Sagittalschnitt durch die Keimdrüse eines Räupchens vor erster Häutung. Vergr. 510. Zur äußeren Hülle hat sich aus jenen kleineren Kernen (*k.K.*) eine innere Hülle (*i.H.*) gebildet. Erstes Auftreten der Apicalzelle in der Form einer großen Keimzelle. An der konkaven Seite der nierenförmigen Keimdrüse liegt die Anlage des Eiröhrenstiels. (*A.d.Est.*)

Textfig. 4. Sagittalschnitt durch das Ovar eines Räupchens vor zweiter Häutung. Vergr. 330. Die Apicalzelle ist durch die Streckung der Keimfächer etwas länger geworden. Die innere Hülle (*i.H.*) ist in den oberen Teil der Eiröhrenstielanlage eingedrungen.

Textfig. 5 stellt ein Keimfach von Fig. 4 vergrößert dar. Vergr. 700. Die kegelförmige Apicalzelle steht durch ihr Plasma in Verbindung mit den nächstliegenden Oogonien.

Textfig. 6. Längsschnitt durch den oberen Teil eines Keimfaches der vierten Raupenperiode. Vergr. 700. Die innere Hülle (*i.H.*) zeigt in ihrer Färbung und Chromatinanordnung einen keimzellenähnlichen Charakter. Die Kerne der Keimzellen selbst befinden sich auf einem Ruhestadium. Außer den beiden Nucleolen findet sich öfter ein großer Nebenkeimfleck. Die Apicalzelle zeigt deutlich noch einen Plasmafortsatz (*Plf.*), ein Rückbleibsel des ehemals in das Innere des Keimfaches reichenden Plasmaleibes der Apicalzelle. Unter den Keimzellen ist eine in Auflösung begriffene Keimzelle (*a.Oog.*) dargestellt.

Textfig. 7. Längsschnitt durch den Eierstock eines Räupchens der 5. Raupenperiode schematisch dargestellt. Die wirkliche Größe desselben beträgt etwa 2 mm. Eikammern (*E.K.*), Eiröhrenstiele (*Est.*), Eiröhrenkelch (*Est.K.*) und ein kurzes Stück des Oviductes (*Od.*) wird noch von der äußeren Hülle (*a.H.*) umschlossen. Die Trennung der Zellen der Anlage des Eiröhrenstieles in 2 verschiedene Zellarten, in Follikelzellen (*Fz.*) und in Eiröhrenstielzellen (*Est.*) ist entsprechend den Entwicklungsstadien in einer jüngeren Puppe eingezeichnet. Sie ist im 5. Raupenstadium also noch nicht soweit fortgeschritten, als es hier dargestellt ist.

Das Puppenstadium.

Textfig. 8 stellt den Eierstock einer Puppe, welche kurz vor dem Schlüpfen steht, dar. Die Endkammern und ein kleiner Teil der Eiröhren werden von der gemeinsamen äußeren Hülle (*a.H.*) umgeben. Die innere Hülle hat das Peritonalepithel der Eiröhren

(*Er.*) gebildet. Diese selbst sind erfüllt mit den kugeligen Eifächern, welche bis zu der Anschwellung, dem Beginn der Eiröhrenstiele, die Eiröhren ausfüllen.

Textfig. 9. Die Trennung des Zellmaterials der Eiröhrenstiele in Follikelzellen und Zellen des Eiröhrenstieles. (Vgl. Fig. 6.) Der obere Teil der Eiröhrenstielanlage wird zu Follikelzellen (*Fz.*) während der untere Teil sich zu einem Epithel (*Ep.*) umwandelt. An der Berührungsstelle beider Zellarten entsteht eine Einschnürung (*En.*), welche fortschreitet und zur vollständigen Trennung beider Zellarten führt (Fig. C). Durch die Abschnürung und das Wachstum entsteht eine Anschwellung, in der sich später ein Lumen (*L.*) bildet, das sich fortsetzt bis in den Eiröhrenkelch.

Textfig. 10. Ineinandergeschobene Eifächer. Die zuerst in den Leitungsapparat eindringenden Eifächer müssen die Zellwand durchbrechen, welche den Leitungsapparat bzw. den Eiröhrenstiel von der Eiröhre trennt (vgl. Fig. 9 D), bevor dieser Widerstand überwunden wird, werden die vordringenden Eifächer zusammengeschoben.

Textfig. 11. Die Endkammer einer Eiröhre eines Puppeneierstockes. Vergr. 700.

Taf. VI. Fig. 1 u. 2. Jede Endkammer hat im Laufe der Entwicklung eine Hüllmembran (*Hm.*) ausgeschieden, an welcher die Apicalzelle (*Apz.*) anliegt. Der oberste Teil der Endkammer ist mit einem gleichartigen indifferenten Zellmaterial erfüllt (*i. Z.*). Darauf folgt die Synapsiszone (*S.*), welche übergeht in die Differenzierungszone. In der Differenzierungszone tritt der getrennte Zellcharakter dieses Zellmaterials zutage. Die Eizelle (*Ez.*) behält ein dem Synapsisstadium zunächst ähnliches Aussehen bei und umgibt sich allmählich mit einem Hof. In den Kernen der Nährzellen (*Nz.*) tritt ein Zerfall des Chromatins ein. Die Endkammer ist ausgekleidet mit Follikelzellen (*Fz.*), aus denen die Dotterzellen hervorgehen.

Taf. VI, Fig. 3. Übergang der Differenzierungszone in die Wachstumszone. Die Differenzierung ist beinahe vollendet. Die wachsenden Keimzellengruppen sind in den Zellpfropf aus Follikelzellen eingedrungen, welch letztere nun gewissermaßen die Keimzellengruppen umspülen. Die Kegelform der Eizellen und Nährzellen ist deutlich wahrnehmbar. Die Dotterzellen (*Dz.*) finden sich hier nur in unmittelbarer Nähe der Eizellen. Sie liefern die im Hofe der Eizelle gelegenen Dotterkügelchen (*DK.*).

Textfig. 11. Wachsendes Keimfach der Endkammer. Vergr. 700. Diese Darstellung soll das enorme Wachstum dieser Stadien zeigen. Die gezeichnete Gruppe ist um 3 Fächer älter als die letzte, auf Fig. 3 abgebildete. Durch das Wachstum wird der seitlich von der Keimzellengruppe gelegene Teil der Follikelzellen nach oben (Fz_1) und nach unten (Fz_2) verdrängt. Infolgedessen kommt zwischen die einzelnen Eifächer eine größere Anzahl Follikelzellen zu liegen.

Textfig. 12. Die Umwandlung der Follikelzellen zu Dotterzellen. Die Buchstaben a—f stellen die Entwicklungsgrade vom Anfang bis zum Ende des Dotterbildungsprozesses dar.

Textfig. 13. Fig. A. Die Entwicklungsverhältnisse der Eizelle zu den Nährzellen bei *Dytiscus* (nach Günther). — Fig. B. Die Entwicklungsverhältnisse der Eizelle zu den Nährzellen bei *Deilephila euphorbiae*. Beide Darstellungen sollen die Gleichheit der vorliegenden Entwicklungsweise demonstrieren.

Das Imaginalstadium.

Textfig. 14. Der weibliche Geschlechtsapparat von *Deilephila euphorbiae*. Vergr. etwa 12mal dorsal gesehen. Rechter Eierstock, wie er sich beim Öffnen der Imago darbietet, linker herauspräpariert. *Bc.* = Bursa copulatrix, *Drs.* = Drüsenschlauch des Receptaculium seminis, *Estk.* = Eiröhrenkelch, *Er.* = Eiröhre, *Est.* = Eiröhrenstiel,

Kdr. = Kittdrüsen, *Ob.* = Ostium bursae, *Od.* = paarige Ovidukte, *Odc.* = unpaarer Ovidukt, *Rs.* = Receptaculum seminis, *v.* = Vagina, *Vt.* = Vestibulum.

Textfig. 15. Die Umwandlung der kegelförmigen Nährzelle in eine Pyramidenzelle (schem.). A. In grauem Ton ist die ursprüngliche Kegelzelle mit dem in ihr enthaltenen kugeligen Kernbläschen dargestellt. Schwarz konturiert ist die neugebildete Pyramidenzelle und das deformierte Kernbläschen. In der Höhe der Basis ist ein Schnitt durch beide Zellen gelegt (*A B C*). B. *A' B' C'* stellt den Querschnitt *A B C* durch Fig. A in der Projektion dar. Der äußere und innere Kreis schließen grau gehalten einen Querschnitt durch den Plasmamantel der Kegelzelle ein. Der innere Kreis stellt den quergeschnittenen kugligen Kern der Nährzelle dar. Die Pfeile deuten die Druckrichtung an. An der Stelle des größten Druckes entsteht eine Plasmabucht in den Kern, an der Stelle des verminderten Druckes eine Kernbucht in das Plasma.

Taf. VI, Fig. 4—9. Stellen die Wachstums- und Funktionsperiode der Nährzellen dar.

Taf. VII, Fig. 10—14 umfassen die Degenerationsstadien der Nährzelle. Diese beiden Entwicklungsabschnitte stellen die Wachstumsperiode der Eizelle dar und sind in der Eiröhre enthalten. Vom Schlusse dieser Vorgänge an finden bis zur Befruchtung keine Entwicklungsvorgänge mehr statt.

Taf. VI, Fig. 4—6. Wachstumsperiode der Nährzellen.

Taf. VI, Fig. 4. Jüngere Eifächer. Vergr. 510. Eizelle und Nährzellen umgibt ein noch ungefähr gleichartiges einschichtiges Epithel (*e.Fep.*). Das Keimbläschen liegt ungefähr in der Mitte der Eizelle. Die Deformation der Nährzellenkerne beginnt mit der Umwandlung der erst kegelförmigen Nährzellen zu pyramidenähnlichen Zellen. Zwischen Eizellenfach (*Ezf.*) und Nährzellenfach (*Nzf.*) liegen in losem Verbande einige Follikelzellen (*Fep.*) eingeschlossen. *FzR.* stellt den Rest der Follikelzellen dar, welcher nicht zur Umkleidung der Keimzellengruppen Verwendung fand.

Taf. VI, Fig. 5. Ältere Eifächer der Wachstumsperiode der Nährzellen. Vergr. 110. Aus den losen Follikelzellen zwischen Eizellen- und Nährzellenfach hat sich eine Querwand aus Follikelzellen gebildet (*Qu.a.Fz.*). Die Eifächer selbst haben ungefähr um das vierfache des Volumens zugenommen (vgl. Vergr. 510 der Fig. 18). Das die Nährzellen umkleidende Follikelepithel nimmt einen plattenähnlichen Charakter an.

Taf. VI, Fig. 6. Bildung der Verbindungsstiele. Vergr. 110. Durch Ausstülpung des Plasmas der Eizelle nach dem vorangehenden Eifach zu in die zwischen den einzelnen Eifächern liegenden Follikelzellen kommt es zur Bildung von Verbindungsstielen (*B.d.Vbst.*). Das Keimbläschen (*Kbl.*) hat eine seitliche Lagerung meist zwischen der Querwand (*Qu.a.Fz.*) und den Eizellenepithel (*Fzep.*) eingenommen.

Taf. VI, Fig. 7. Die Verbindungsstiele (*Vbst.*) sind definitiv zur Ausbildung gelangt. Das die Nährzellen umkleidende Follikelepithel erscheint membranartig. Die Kerne der Nährzellen nehmen infolge der Vorgänge im Kern ein gezacktes Aussehen an. Die Eizelle beginnt zu wachsen mit der einsetzenden Sekretion der Nährzellen (Vergr. 110).

Taf. VI, Fig. 8. Einzelnes älteres Keimfach. Vergr. 110. Durch die Sekretion der Nährzellen ist die Eizelle gewachsen. Sie übertrifft den Nährzellenkomplex an Größe. Von letzterem zieht sich eine Körnchenstraße (*Kstr.*) aus Nährzellensekret in die Eizelle herein. Der Follikelzellenrest (*FzR.*, vgl. Fig. 21, 19, 18) ist von den Nährzellen verbraucht worden und die Peritonealhülle (*Pt.* = *i.H.*) schmiegt sich dem Eifach und den Verbindungsstielen an. Das Follikelepithel der Eizelle hat sich zu einem Cylinderepithel umgewandelt.

Taf. VI, Fig. 9. Höhepunkt der Sekretion der Nährzellen. Vergr. 110. Die von den Nährzellkernen an das Plasma abgegebene Chromatinsubstanz wird vom Plasma

nicht mehr gelöst. Das Chromatin der Nährzellenkerne beginnt sich in die Mitte des Kernes zurückzuziehen und zu verklumpen.

Taf. VII, Fig. 10. Beginnende Degeneration der Nährzellen. Vergr. 110. Die Sekretion der Nährzellen hat aufgehört und die Follikelzellen beginnen zu sezernieren. Das Sekret (*Fzs.*) dieser Zellen bildet eine den Eidotter peripher umkleidende Schicht. An der Stelle, an welcher die Nährzellen mit der Eizelle in Verbindung stehen, beginnt der Eidotter in die Nährzellen einzutreten.

Textfig. 16. Die chromatische Kernsubstanz der Nährzellen ist zu länglichen Klumpen geballt. Gesteigerte Sekretion der Follikelzellen.

Taf. VII, Fig. 11. Die länglichen Chromatinballen haben sich kugelähnlich umgeformt. Vergr. 110.

Taf. VII, Fig. 12. Einplatzen der Nährzellen in die Eizelle. Kernsaft und Plasma der Nährzelle hat ein dotterartiges Aussehen angenommen.

Taf. VII, Fig. 13. Eizelle mit darin enthaltenen eingepreßten Nährzellen. Das sich auflösende Chromatin (*a.Chr.*) liegt regellos in der Eizelle verstreut. Kernsaft und Nährzellplasma sind getrennt in der Eizelle als zwei Klumpen noch wahrzunehmen. Der Verband der Follikelzellen zeigt eine Lockerung und teilweise Auflösung.

Textfig. 17 u. 18 stellen zwei Nährzellenstadien dar, die in der Entwicklung zwischen Fig. 24 und 25 stehen. Vergr. 510.

Textfig. 17. Nährzellenkappe in beginnender Auflösung. An den Zellgrenzen der Nährzellen zeigt das Plasma eine blasige Struktur (*bl.Vzpl.*). Infolge der starken Plasmabuchten erscheinen die Kerne außerordentlich verzweigt. Das Chromatin hat sich mehr nach der Mitte der Kerne zurückgezogen unter teilweiser Lösung kleiner Partikel. Zwischen Chromatin und Zellplasma erscheint eine Zone von hellem Kernsaft.

Textfig. 18. Auflösung der Nährzellen. Das Nährzellenplasma beginnt sich in Dottersubstanz umzuwandeln. Die chromatische Substanz hat sich verklumpt und steht kurz vor dem Zerfall in einzelne Klumpen (vgl. Fig. 25). Der Kernsaft selbst erscheint, da er gelöste Chromatinsubstanz enthält, granuliert. Die Zellgrenzen sind verschwunden.

Taf. VII, Fig. 14. Aufgelöste Nährzellen (vgl. Fig. 27). Vergr. 510. Die Chromatinsubstanz fällt bereits hier einer teilweisen Lösung anheim. Es bildet sich dadurch um die einzelnen Chromatinballen ein dunkler, dottersubstanzähnlicher Hof. Der Kernsaft erscheint noch dichter granuliert als zuvor. Das gesamte Nährzellenplasma ist zu kleinen Dotterpartikelchen umgewandelt.

Textfig. 19—26 stellen die chromatischen Vorgänge im Kerne der Nährzellen dar.

Textfig. 19. Erster Zerfall der Nucleolen in größere Körner.

Textfig. 20. Zerfall dieser Körner in kleinere Körner.

Textfig. 21. Zerfall der Körner in kleine Partikel.

Textfig. 22. Übergang dieser Partikel ins Plasma.

Textfig. 23. Heranwachsen dieser Partikel mit beginnender Verklumpung.

Textfig. 24. Zunehmende Verklumpung der Chromatinkörner.

Textfig. 25. Vollständige Verklumpung der Chromatinkörner.

Textfig. 26. Teilweise Lösung und beginnende Lösung des Chromatins.

Lebenslauf.

Kurt Rudolf Schneider, geboren den 14. Januar 1890 zu Eibau (sächs. Oberlausitz), ev.-luth. Ostern 1902 trat ich in die Quinta des Gymnasiums zu Zittau ein und bestand an derselben Anstalt Ostern 1909 die Reifeprüfung. Mit dem Sommersemester 1909 begann ich an der Universität Freiburg i. Br. mit dem naturwissenschaftlichen Studium. Oktober 1909 bis Oktober 1910 leistete ich meiner Militärpflicht Genüge Wintersemester 1910 bezog ich die Universität Leipzig. Seit dem Sommer 1912 habe ich mich mit der vorliegenden Arbeit beschäftigt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

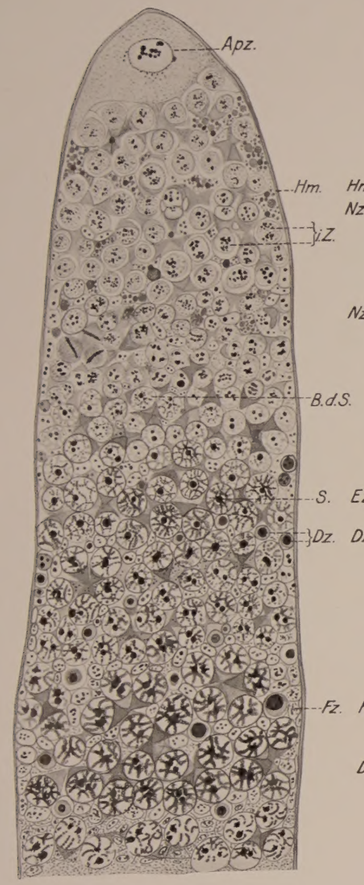

Fig. 1.

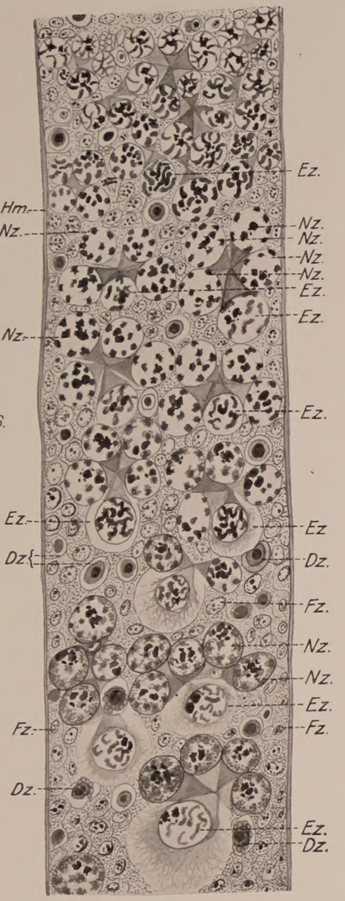

Fig. 2.

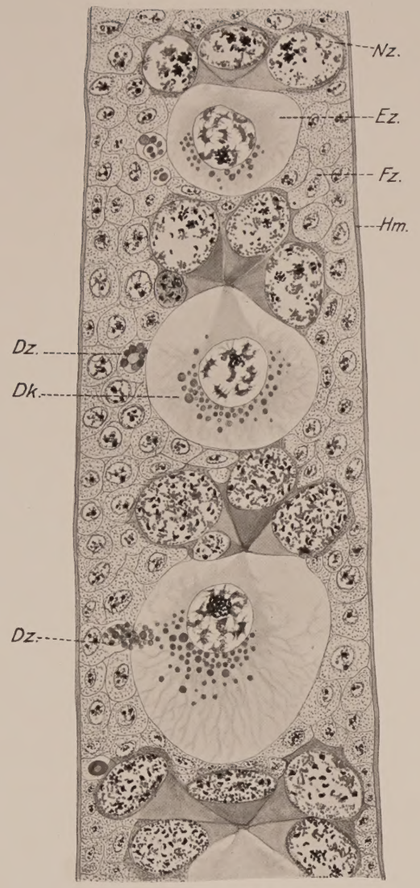

Fig. 3.

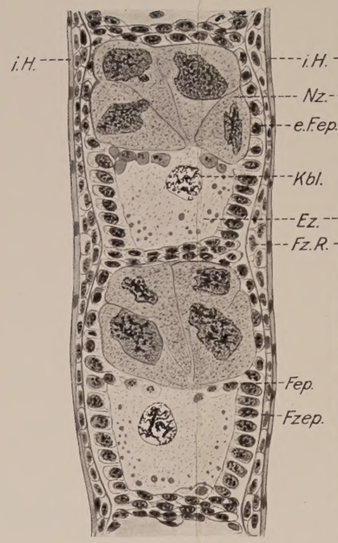

Fig. 4.

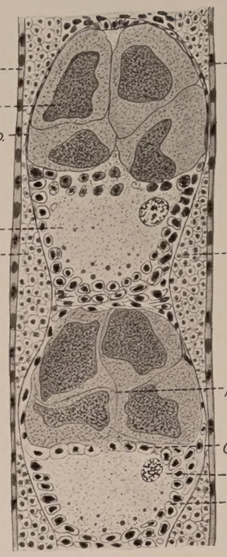

Fig. 5.

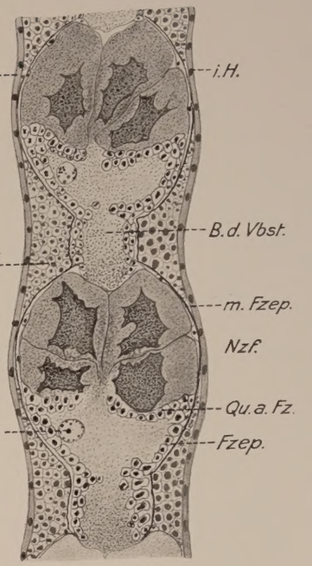

Fig. 6.

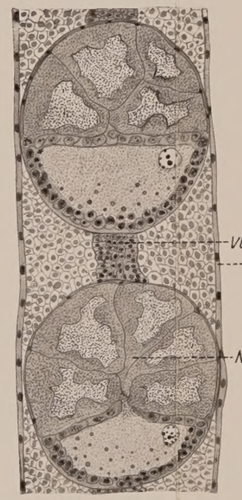

Fig. 7.

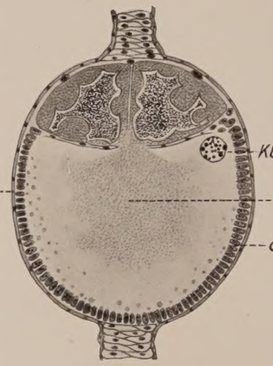

Fig. 8.

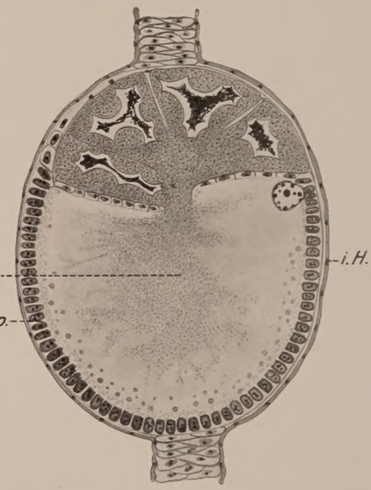

Fig. 9.